УДК 582.572.2

© В. Н. Косенко

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ К СИСТЕМАТИКЕ НАДПОРЯДКА *LILIANAE*

V. N. KOSENKO. PALYNOLOGICAL DATA ON THE SYSTEMATICS OF THE SUPERORDER *LILIANAE*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 15.03.2000

С помощью СМ и СЭМ изучена морфология пыльцы 42 видов из 14 родов, относящихся к надпорядку *Lilianae*. На основе результатов исследования представлены филетические связи между таксонами. Подтверждены обособленное положение и статус семейств *Asteliaceae* (*Astelia*, *Milligania*), *Hanguanaceae* (*Hanguana*), *Herreriaceae* (*Herreria*, *Herreriopsis*), *Hemerocallidaceae* (*Hemerocallis*), *Ixioliriaceae* (*Ixiolirion*), *Hostaceae* (*Hosta*), *Dracaenaceae* (*Dracaena*, *Sansevieria*). Роды *Aspidistra* и *Tupistra* близки палинологически и отличаются от остальных родов *Convallarieae* наличием у отдельных видов безапертурных пыльцевых зерен с бугорчатой и бородавчато-перфорированной поверхностью. Пыльцевые зерна родов *Cordyline* и *Cohnia* различаются по строению борозды и бороздной мембраны, однако по структуре экзины *Cohnia neocaledonica* сходна с *Cordyline australis*. Пыльцевые зерна у родов *Dracaena* и *Sansevieria* выделяются очень широкой бороздой, занимающей нередко половину поверхности, и складчато-перфорированной и перфорированной экзиной. Крупные и очень крупные пыльцевые зерна с неравномерным распределением рисунка на поверхности и гладкой бороздной мембраной характерны для рода *Hemerocallis*. Пыльцевые зерна большинства видов *Hosta* имеют бугорчатую экзину, широкие с рваным краем и неравнобугорчатой мембраной борозды. Среди видов *Hosta* выделяется *H. plantaginea* по наличию крупносетчатой экзины со сплошными стенками ячей.

Ключевые слова: морфология пыльцы, апертура, экзина, систематика, ультраструктура.

В последние годы значительно возрос интерес к изучению однодольных растений, в частности *Lilianae*. Проведенный кладистический анализ молекулярных данных (Chase et al., 1996), а также морфолого-эмбриологические исследования (Rudall, 1997; Rudall et al., 1997) позволили пересмотреть объем отдельных семейств, например *Anthericaceae* (Chase et al., 1996), и их взаимоотношения в *Lilianae*, что нашло свое выражение в новом варианте системы однодольных (Kubitzki, 1998). Объем порядков *Liliales*, *Asparagales*, *Amaryllidales*, родственные отношения между семействами и родами внутри семейств существенно отличаются от предложенных ранее (Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997) и основанных на комплексе морфологических признаков (табл. 1).

Цель работы — получение новых данных по морфологии пыльцевых зерен и строению спородермы отдельных родов *Lilianae*, систематическое положение которых является спорным (часто они выделяются в самостоятельные монотипные или олиготипные семейства). Имеющиеся в литературе данные о морфологии пыльцы исследуемых таксонов, полученные с помощью светового (Selling, 1947; Куприянова, 1948; Erdtman, 1952; Cranvell, 1953; Гладкова, Самойлович, 1954; Ikuse, 1956; Морфология..., 1960; Beug, 1963; Nair, Sharma, 1965; Чжан, Ван, 1965; Heusser, 1971; Radylescu, 1972, 1973; Shimakura, 1973; Nair, Chatarvedi, 1978; Nakamura, 1980; Schulze, 1982a, b, c, 1983a, b, c; Рябкова, 1987) и электронных (Takahashi, 1980; Linder, Ferguson, 1985; Alvarez, Kohler, 1987; Chung, Jones, 1989; Kurosawa, 1991; Halbritter, Hesse, 1993; Ye, 1993; Yano, 1994) микроскопов, неполные и часто противоречивые.

ТАБЛИЦА 1

Положение изученных родов в некоторых системах Однодольных

Изученные роды	Dahlgren, Clifford, 1985	Тахтаджян, 1987	Takhtajan, 1997	Kubitzki, 1998
Aspidistra, Tupistra	*Asparagales Convallariaceae Aspidistreae*	*Asparagales Convallariaceae Convallarioideae Aspidistreae (Ervardiella, Gonioscypha, Rohdea, Campylandra)*	*Asparagales Asparagineae Convallariaceae Aspidistreae (Gonioscypha, Rohdea)*	*Asparagales Convallariaceae Convallarieae (Convallaria, Reineckea, Campylandra, Rohdea* и др.*)*
Astelia, Cohnia	*Asparagales Asteliaceae (Cordyline, Milligania)*	*Asparagales Asteliaceae (Cordyline, Milligania)*	*Asparagales Asteliineae Asteliaceae (Milligania, Neoastelia, Callospermum)*	*Asparagales Asteliaceae (Milligania, Neoastelia, Callospermum)*
Cordyline	*Asparagales Asteliaceae (Astelia, Cohnia, Milligania)*	*Asparagales Asteliaceae (Astelia, Cohnia, Milligania)*	*Asparagales Asteliineae Dracaenaceae (Dracaena, Pleomele, Sansevieria)*	*Asparagales Lomandraceae (Lomandra, Eustrephus, Arthropodium, Trichopetalum, Sowerbaea, Laxmania* и др.*)*
Dracaena	*Asparagales Dracaenaceae (Sansevieria)*	*Asparagales Dracaenaceae (Sansevieria)*	*Asparagales Asteliineae Dracaenaceae (Cordyline, Sansevieria, Pleomele)*	*Asparagales Dracaenaceae*
Hanguana	*Asparagales Hanguanaceae*	*Asparagales Hanguanaceae*	*Hanguanales Hanguanaceae*	*Commelinales* или *Zingiberales Hanguanaceae*
Hemerocallis	*Asparagales Hemerocallidaceae*	*Amaryllidales Hemerocallidaceae (Leucocrinum)*	*Amaryllidales Hemerocallidaceae*	*Asparagales Hemerocallidaceae (Phormium, Stypandra, Agrostocrinum, Simetis* и др.*)*
Herreria, Herreriopsis	*Asparagales Herreriaceae*	*Asparagales Herreriaceae*	*Asparagales Asteliineae Herreriaceae*	*Asparagales Herreriaceae*
Hosta	*Asparagales Funkiaceae (Leucocrinum, Hesperocallis)*	*Amaryllidales Funkiaceae*	*Amaryllidales Hostaceae*	*Asparagales Hostaceae (Hesperocallis)*
Ixiolirion	*Asparagales Ixioliriaceae*	*Amaryllidales Ixioliriaceae*	*Thecophyllales Ixioliriaceae*	*Asparagales Ixioliriaceae*
Leucocrinum	*Asparagales Funkiaceae (Hosta, Hesperocallis)*	*Amaryllidales Hemerocallidaceae (Hemerocallis)*	*Asparagales Asphodelineae Anthericaceae Alectorurideae (Anthericum, Chlorophytum, Echeandia* и др.*)*	*Asparagales Anthericaceae (Anthericum, Chlorophytum, Echeandia, Paradisea* и др.*)*
Sansevieria	*Asparagales Dracaenaceae (Dracaena)*	*Asparagales Dracaenaceae (Dracaena)*	*Asparagales Asteliineae Dracaenaceae (Dracaena, Cordyline, Pleomele)*	—

Материал и методика

В работе использованы главным образом образцы из Гербария Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова БИН РАН (LE). По видам *Hemerocallis fulva* L. (ERE) и *H. middendorfii* Trautv. et Mey. (VLA), *Hosta rectifolia* Nakai (VLA) и *H. ventricosa* (Salisb.) Stearn (LE), *Leucocrinum montanum* Nutt. ex A. Gray (NY) материал был частично получен из зарубежных гербариев и Гербария Биолого-почвенного ин-та г. Владивостока. Пыльники *Herreriopsis elegans* любезно предоставлены нам для изучения академиком А. Л. Тахтаджяном и получены им из Гербария Королевских Ботанических Садов Лондона (K). Цветки видов *Aspidistra fimbriata* F. T. Wang et K. J. Zang и *A. hainanensis* R. Br., *Tupistra grandistigma* F. T. Wang et S. I. Liang и *T. macrostigma* Baker переданы нам для исследования Е. М. Арнаутовой и Н. Н. Арнаутовым из оранжереи Ботанического сада БИН РАН. Морфология пыльцы изучена с помощью светового (СМ, NF-Zeiss) и сканирующего электронного (СЭМ, Jeol, JSM-35C) микроскопов. Препараты для СМ приготовлены по стандартной методике (Erdtman, 1943). С помощью СЭМ исследованы, как правило, необработанные пыльцевые зерна. У видов *Aspidistra* для уточнения деталей поверхности экзины изучена также ацетолизированная пыльца. При описании пыльцевых зерен следовали терминологии, разработанной ранее (Erdtman, 1943; Praglowski, 1971; Praglowski, Punt, 1973; Косенко, 1987, 1992; Punt et al., 1994). В общей сложности изучена пыльца 42 видов из 14 родов.

Были исследованы следующие образцы.

Aspidistra elatior Blume: Japan, Toshima-ku, 1972, M. Togashi (LE); БИН РАН, оранж., культ. (LE). *A. fimbriata* F. T. Wang et K. J. Zang.: Вьетнам, Н. Арнаутов, БИН РАН, оранж., культ., N 88144.

A. hainanensis R. Br.: Вьетнам, Н. Арнаутов, БИН РАН, оранж., культ., N 88119. *Astelia alpina* R. Br.: Tasmania, R. Gunn (LE). *A. argyrocoma* Heller: Hawaii Insula, 1863—1871, N 2001, Wawra (LE). *A. cunninghamii* Hook. f.: N. Zealand, North Island, N 543, s. coll. (LE). *A. nervosa* J. D. Hook.: N. Zealand, N 544, s. coll. (LE). *Cohnia neocaledonica* Baker: Australia, N 30, Daplanche (LE). *Cordyline australis* (G. Forest.) Hook. f.: N. Zealand, 1856, s. coll. (LE). *C. cannaefolia* R. Br.: Sandwich Insel, Kastalsky (LE). *C. dracaenoides* Kunth: Brasilia, Parana, 1903, N 8639, P. Drusen (LE). *C. javanica* Klotzsch: Java, 1838, N 40, Roemer (LE).

C. sieberi Kunth: Australia, Trititatis, N 70, s. coll. (LE). *C. stricta* (Sims.) Endl.: БИН РАН, оранж., культ., 1987, В. Косенко. *Dracaena elliptica* Thunb.: N. Borneo, 1961, Steiton (LE). *D. fragrans* Ker-Gawl.: БИН РАН, оранж., культ., 1987, В. Косенко. *Hanguana malayana* (Jack) Merr.: Papua New Guinea, Lake Middle Fly River, 1936, N 7925, R. Brass (LE); Sarawak, 1893, N 3602, G. Haviland and C. Hose (LE).

Hemerocallis calathina Guatemala, 1882, Baker (LE). *H. fulva* L.: Watchung, 1934, N 8048, N. Somerset and H. Motaenke (LE); Chitral, 1895, N 16711, S. Harriss (LE); Армения, Мегри, 1933, N 28407. П. Ярошенко (ERE). *H. graminea* Schlecht.: Asia orientalis, 1889, C. Winkler (LE). *H. middendorfii* Trautv. et Mey.: Приморский край, Шкотовский р-н, Аиисимовка, 1974, Москалева (VLA); Сахалин, coll. N. (LE). *H. minor* Mill.: МНР, 1979, N 261, В. Грубов и др. (LE); МНР, 1975, N 340, О. Журба (LE). *H. plicata* Stapf.: China, Czechuan, 1938, N AC197, Mc. Larens (LE). *Herreria montovidensis* Klotzsch.: Paraguay, 1875, N 628, Balansa (LE); Paraguay, Gran Chaco, 1903, N 2571, E. Hassler (LE). *H. stellata* Ruiz. et Pav.: Chile, 1840, s. coll. (LE). *Herreriopsis elegans* H. Perrier: Madagascar, N 8285, M. Decary (K). *Hosta alba-marginata* (Hook.) Hyl.: Asia, N 737 (LE). *H. crispula* F. Mackawa: KEW, cult., 1954, W. Stearn (LE). *H. minor* (Baker) Nak.: Korea Archipelago, 1863, N 865, R. Oldham (LE); БИН РАН, оранж., культ., 1957, s. coll. (LE). *H. montana* F. Maekawa: Japan, 1961, Kimura (LE). *H. plantaginea* (Lam.) Ascher.: Tokyo, cult. (LE). *H. rectifolia* Nakai: о. Кунашир, окр. села Алешина, 1973, Баранова (VLA). *H. undulata* (Otto et Dietrich) Bailey: KEW, cult., 1954, W. Stearn (LE). *H. ventricosa* (Salisb.) Stearn: Massachusetts, Franklin County, 1979. *Ixiolirion montanum* (Labill.) Schult. Herb.: Afganistan, 1879, J. Aitchison (LE): Арм. ССР, окр. Еревана, З. Артюшенко (LE); Персия, Каюн-Даг, 1916, А. Шелковников и др. (LE); Persia borealis, 1882, D. Pelak (LE). *I. tataricum* (Pall.) Roem. et Schult.: Таджикистан, Пархай, близ Кызыл-Арвата, 1986, В. Косеико (LE); Таджикистан, Бабатаг, Джибулак, 1986, В. Косенко (LE); Таджикистан, Тайтуто, район Мазара, 1986, В. Косенко (LE); Afganistan, prov. Herat, 1969, N 8077, I. Hedge et al. (LE). *Leucocrinum montanum* Nutt. ex A. Gray: California, 1876, Lemmon (LE); W. S. Dakota, Lawrence Co., 1949, N 84, F. Bennett (NY).

Sansevieria carnea Andr.: China, 1834 (LE). *S. cylindrica* Boj. БИН РАН, оранж., культ., 1977. В. Косенко. *Tupistra grandistigma* F. T. Wang et S. I. Liang: БИН РАН, оранж., культ., 1999, N 11510, Н. Арнаутов. *T. macrostigma* Baker: БИН РАН, оранж., культ., 1999, Е. Арнаутова, оранж., культ. *T. squalida* Gawl.: Asia, 1827, herb. Fischer (LE).

Результаты и обсуждение

Aspidistra Ker-Gawl.
Табл. I, *1—5, 7*

Пыльцевые зерна безапертурные, сфероидальные (табл. I, *4*, *5*), среднего размера, диам. 36.4—42.2 мкм. Экзина толщ. 2.3 мкм, семитектатная (areolate). Поверхность экзины бугорчатая. Бугорки чаще округлые (табл. I, *1*), диам. 0.5—1.0 мкм или неправильной формы (табл. I, *2*, *3*), размером 0.7—1.5 мкм. У свежих необработанных пыльцевых зерен бугорки на поверхности располагаются плотно, нередко покрыты трифиной (табл. I, *1*). У ацетолизированных пыльцевых зерен бугорки более четкие, располагаются на значительном расстоянии друг от друга и представляют собой сросшиеся головки нижележащих столбиков эктэкзины, т. е. являются элементами покрова (табл. I, *3*).

Astelia Banks et Sol. ex R. Br.
Табл. I, *6*, *8—10*, *12*

Пыльцевые зерна как правило дистально-1-бороздные, продолговато-эллипсоидальные, среднего размера от 17.2—19.2 × 24.9—26.8 мкм (*A. alpina*) до 19.2—21.1 × 32.6—48.0 мкм (*A. nervosa*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, чаще узкая, дл. до 30.5 мкм, с закругленными концами или реже борозда заходит на проксимальную сторону (*A. argyrocoma*). У вида *A. nervosa* наряду с дистально-1-бороздными в небольшом количестве (до 10 %) обнаружены пыльцевые зерна с 3-лучевой апертурой (трихотомосулькатные) сплющенно-треугольной формы (табл. I, *6*). Край апертуры волнистый. Экзина толщ. 1.9—2.3 мкм, тектатная. Поверхность экзины перфорированно-шиповатая (табл. I, *8*), перфорации размером 0.1—0.2 мкм. Шипы равномерно распределены на поверхности пыльцевого зерна на расстоянии 2.0—5.0 мкм, выс. 1.0—1.2 мкм, шир. при основании 1.0 мкм. Шипы представляют собой элементы надпокрова, столбиковый слой очень тонкий.

Род *Cohnia* Kunth.
Табл. I, *13*, *14*; II, *1*

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, эллипсоидальные, среднего размера, 20.3—23.0 × 34.5—36.4 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, шириной 8.0—10.0 мкм, с закругленными концами. Мембрана апертуры складчато-бугорчатая (табл. I, *14*). Край борозды волнистый. Экзина толщиной 1.9 мкм. Поверхность экзины складчато-перфорированная (табл. II, *1*). Перфорации размером 0.1 мкм. Складки мелкие, слабо выражены на боковых сторонах пыльцевого зерна и наиболее четко в виде «наплывов» в центре проксимальной стороны (табл. I, *13*).

Род *Cordyline* Comm. ex R. Br.
Табл. I, *15*, *16*; II, *2—6*

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, широко-эллипсоидальные, лодочковидные, выпуклые на дистальной стороне (табл. I, *16*), среднего размера от 13.4—21.1 × 38.4—40.3 мкм (*C. cannaefolia*) до 28.8—34.5 × 32.6—49.9 мкм (*C. dracaenoides*) или крупные 32.6—34.5 × 53.7—55.6 мкм (*C. australis*). Борозда длинная, с закругленными концами, заходит на проксимальную сторону (табл. II, *6*), шир. 3.0—5.0 мкм. Край борозды рваный. Мембрана апертуры, как правило, гладкая (табл. II, *5*). У вида *C. australis* наряду с 1-бороздными обнаружены в значительно меньшем количестве пыльцевые зерна с 3-лучевой апертурой, диам. 48.0 мкм. Экзина толщ. 1.5—2.8 мкм. Поверхность экзины перфорированная (табл. II, *3*), складчато-

перфорированная (*C. australis* — табл. II, *2*) и мелкосетчатая (*C. stricta* — табл. II, *4*). Перфорации менее 0.1 мкм. Складки широкие и наиболее четкие в центре проксимальной поверхности. Ячеи размером 0.3—0.4 мкм. Стенки ячей извилистые, сплошные, толщ. 0.2—0.3 мкм.

Род *Dracaena* Vand. ex L.
Табл. II, *7—10*

Пыльцевые зерна 1-бороздные, широко-эллипсоидальные или сплющенно-сфероидальные (табл. III, *8*), крупные, размером 46.0—49.9 × 51.8—55.6 мкм (*D. fragrans*) или очень крупные, 67.2—76.8 × 90.2—115.2 мкм (*D. elliptica*). Борозда широкая, с закругленными концами или очень широкая и занимает почти половину поверхности пыльцевого зерна. Мембрана борозды мелкобугорчатая. Экзина толщиной 2.3—2.8 мкм. Поверхность экзины перфорированная (табл. II, *7*) или складчато-перфорированная (табл. II, *9*). Столбиковый слой очень тонкий и плохо различим, покров по толщине равен подстилающему слою.

Род *Hanguana* Blume.
Табл. II, *11*, *12*

Пыльцевые зерна безапертурные сфероидальные (табл. II, *12*), диам. 24.9—26.8 мкм. Экзина толщиной 2.3 мкм. Поверхность экзины шиповатая (табл. II, *11*). Шипы равномерно распределены по поверхности, выс. 0.8—1.0 мкм, с оттянутой острой вершиной, шир. при основании 1.0 мкм. Столбиковый слой, по-видимому, отсутствует, на это же указывает в определенной степени и большой процент мятых (деформированных) пыльцевых зерен.

Род *Hemerocallis* L.
Табл. II, *14—16*; III, *1—12*

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, эллипсоидальные или лодочковидные, крупные, размером от 49.9—65.2 × 76.8—86.4 мкм (*H. minor*) до 53.7—57.6 × 96.0—99.8 мкм (*H. calathina*) или очень крупные, 53.7—76.8 × 115.2—127.8 мкм (*H. fulva*), как правило, одиночные (табл. II, *14*, *16*; III, *1*, *4*, *9*, *10*, *12*). У вида *H. middendorfii* в одном из изученных образцов (о. Сахалин) обнаружены квадратные тетрады, диам. 99.8—109.4 мкм (табл. III, *8*). У вида *H. graminea* в единичных экземплярах выявлены линейные тетрады (табл. III, *6*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, с закругленными или заостренными (табл. III, *12*) концами, шир. от 2.0—3.0 мкм (большинство видов) до 10.0—15.0 мкм (*H. calathina*, *H. graminea*). Край борозд волнистый. Мембрана борозд, как правило, гладкая (табл. II, *13*; III, *12*). Экзина толщиной 1.9—3.8 мкм, столбиковая, семитектатная. Поверхность экзины крупносетчатая, неравномерная (большинство изученных видов) или реже равномерная (*H. calathina*). Значительно выделяются, по рисунку поверхности, концы пыльцевых зерен, где экзина почти бугорчатая (табл. III, *1*, *2*, *4*, *9*). Бугорки размером до 1.0 мкм. На остальной, большей, части поверхности пыльцевого зерна ячеи неправильной формы, размером до 10.0 мкм. Дно ячей бугорчатое; бугорки многочисленные, округлые, диам. до 2.0 мкм. Стенки ячей реже дробные, однорядные, извилистые, шир. 1.0—1.5 мкм, чаще сплошные, образованные слиянием или сближением головок наиболее высоких столбиков эктэкзины. У пыльцевых зерен *H. graminea* и *H. fulva* обнаружены оба варианта строения стенок (сплошные и дробные — табл. II, *1*, *7*), сплошные или гладкие имеют такое строение, по всей вероятности, за счет наличия трифины. У пыльцевых зерен *H. middendorfii*, собранных в тетрады, различия по рисунку поверхности экзины менее выражены, чем у одиночных пыльцевых зерен этого же вида (табл. III, *8*) или у пыльцевых зерен *H. graminea*, собранных в линейную тетраду (табл. III, *6*).

Род *Herreria* Ruiz et Pav.
Табл. III, *13*, *14*; IV, *1*

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные и эллипсоидальные, среднего размера, от 26.8—38.4 × 30.7—46.0 мкм (*H. montovidensis*) до 28.8—30.7 × 46.0—48.0 мкм (*H. stellata*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая (табл. III, *14*), с волнистым краем. Экзина толщиной 1.5—1.9 мкм, столбиковая, тектатная. Поверхность экзины сетчатая, равномерная (табл. III, *13*). Ячеи неправильной формы, размером 0.5—1.5 мкм. Стенки ячей гладкие или с редкими перфорациями (*H. stellata*), нередко извилистые (*H. montovidensis*), толщиной 0.5—1.0 мкм.

Род *Herreriopsis* H. Perrier

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные и эллипсоидальные, среднего размера, 24.9—28.8 × 42.2—44.1 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая. Экзина толщиной 1.5 мкм, столбиковая, тектатная. Поверхность экзины сетчатая, равномерная. Ячеи неправильной или округлой формы, размером 0.5—1.5 мкм. Стенки ячеи гладкие, с редкими перфорациями.

Род *Hosta* Tratt.
Табл. IV, *2—14*

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные и эллипсоидальные (табл. IV, *5*, *7*, *12—14*; IV, *5—7*), крупные, размером от 44.1—46.0 × 63.3—65.2 мкм (*H. crispula*) до 49.9—53.7 × 76.8—92.1 мкм (*H. montana*) или очень крупные 76.8—88.3 × 126.7—138.2 мкм (*H. plantaginea*) и 61.4—65.2 × 134.4—138.2 мкм (*H. ventricosa*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, шир. 3.0—5.0 мкм (большинство видов — табл. IV, *5*), очень широкая 15.0—20.0 мкм (*H. montana*) или до 25.0 мкм (*H. ventricosa* — табл. IV, *12*), с закругленными концами. Край борозды рваный. Мембрана неравнобугорчатая; бугорки представляют собой фрагменты эктэкзины (табл. IV, *4*, *6*, *12*). Экзина толщиной 1.9—4.8 мкм, семитектатная, толстый подстилающий слой. Поверхность экзины, как правило, бугорчатая (табл. IV, *2*, *3*, *8*, *9*). Бугорки разные по форме и размеру, наиболее крупные — округлые, диам. 2.5—3.0 мкм. На проксимальной стороне бугорки часто сливаются между собой, образуя несколько иной рисунок поверхности (табл. IV, *9*). Очень часто на поверхности экзины находится трифина, что хорошо видно у необработанных пыльцевых зерен (табл. III, *2*, *3*). У пыльцевых зерен вида *H. plantaginea* поверхность экзины крупносетчатая, равномерная (табл. III, *7*). Ячеи глубокие, размером 10.0—20.0 мкм, дно ячей не выявляется. Стенки ячей гладкие, извилистые, шир. 1.5—2.0 мкм (табл. IV, *10*).

Род *Ixiolirion* Herb.
Табл. IV, *11*; V, *1—6*

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные и эллипсоидальные, крупные, 28.8—38.4 × 48.0—57.6 мкм (*I. tataricum*) или 46.0—53.7 × 59.5—67.2 мкм (*I. montanum*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, с закругленными концами, шир. 8.0—10.0 мкм, с оперкулумом (табл. V, *1*, *5*, *6*). Край борозд волнистый. У вида *I. montanum* наряду с типично 1-бороздными обнаружены в меньшем количестве пыльцевые зерна с 3-лучевой апертурой (табл. IV, *11*). Экзина толщиной 1.5—1.9 мкм, тектатная, столбиковая. Поверхность экзины мелкосетчатая, равномерная (табл. V, *2*, *4*). Ячеи неправильной формы, размером 0.5—0.8 мкм. Стенки ячей гладкие, сплошные, шир. 0.3—0.4 мкм. У пыльцевых зерен отдельных образцов *I. tataricum* (Таджикистан, Пархай) обнаружены очень широкие (до

20.0 мкм) борозды с плохо выраженным оперкулумом. Мембрана борозды этих пыльцевых зерен покрыта крупными фрагментами эктэкзины (табл. V, *3*).

Род *Leucocrinum* Nutt. et A. Gray
Табл. V, *7*, *9*

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, эллипсоидальные (табл. V, *7*), крупные, 57.6—61.4 × 96.0—97.9 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, шир. до 5.0 мкм. Экзина толщиной 2.7 мкм, столбиковая, семитектатная. Поверхность экзины крупносетчатая (табл. V, *9*), равномерная. Ячеи глубокие, неправильной формы, размером 2.0—5.0 мкм. Стенки ячей извилистые, сплошные, реже дробные однорядные, шир. 0.8—1.0 мкм. Кроме одиночных пыльцевых зерен у одного из изученных образцов (Oregon, Cronquist) обнаружены пыльцевые зерна, собранные в квадратные тетрады, диам. 57.6—67.2 мкм.

Род *Sansevieria* Thunb.
Табл. V, *8*, *10*, *11*; VI, *1*—*3*, *6*

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные (табл. V, *10*, *11*) или сплющенно-сфероидальные (табл. VI, *3*, *6*), среднего размера, 26.8—30.7 × 40.3—51.8 мкм (*S. carnea*) или крупные, диам. 53.8—57.6 мкм (*S. cylindrica*). У лодочковидных пыльцевых зерен борозда узкая (1.5—2.0 мкм), доходит до концов пыльцевого зерна (табл. V, *10*). У сфероидальных пыльцевых зерен апертурная зона очень большая, занимает половину поверхности, с редкобугорчатой мембраной (табл. VI, *3*). Экзина толщиной 1.9 мкм. Поверхность экзины перфорированная. Перфорации крупные, неправильной формы (*S. carnea* — табл. V, *8*) или очень мелкие (*S. cylindrica*). На проксимальной стороне сфероидальных пыльцевых зерен поверхность складчато-перфорированная (табл. VI, *1*, *2*, *6*).

Род *Tupistra* Ker-Gawl.
Табл. VI, *4*, *5*, *7*—*11*

Пыльцевые зерна безапертурные, широкоэллипсоидальные (табл. VI, *10*) или сфероидальные (табл. VI, *4*, *5*), среднего размера 38.4—40.3 мкм (*T. macrostigma*, *T. squalida*) или крупные 42.2—53.7 мкм (*T. grandistigma*). Экзина толщ. 1.9 мкм. Поверхность экзины бугорчатая (табл. VI, *11* — *T. squalida*), перфорированно-бородавчатая (*T. grandistigma*, *T. macrostigma* — табл. VI, *8*, *9*). Бугорки неправильной формы расположены равномерно на поверхности, на расстоянии 0.3—0.5 мкм друг от друга. Бородавки диам. 1.0 мкм, равномерно располагаются по всей поверхности на расстоянии 1.5—2.5 мкм и представляют собой надпокровный тонкий слой, даже у необработанных пыльцевых зерен часто разрушен на отдельные крупные фрагменты эктэкзины (табл. VI, *4*, *5*, *9*). Поверхность эндэкзины перфорированно-складчатая (табл. VI, *7*). У необработанных пыльцевых зерен часто выявляется трифина, которая перекрывает перфорации покрова (табл. VI, *8*).

Изученные нами виды родов *Aspidistra* и *Tupistra* (табл. 2) близки по палинологическим признакам. Пыльцевые зерна этих родов сфероидальные или почти сфероидальные, безапертурные и обладают своеобразным строением спородермы. Поверхность экзины бугорчатая (виды *A. fimbriata*, *A. hainanensis*, *A. elatior* и *T. squalida*), бородавчато-перфорированная (*T. grandistigma*, *T. macrostigma*). Бугорки образованы слиянием головок нижележащих столбиков эктэкзины (табл. I, *2*, *3*). В случае бородавчато-перфорированной экзины (табл. VI, *8*, *9*) крупные округлые бородавки располагаются на фоне сетки, стенки ячей которой очень тонкие и часто разрушены даже у необработанных (не ацетолизированных) пыльцевых зерен (табл. VI, *4*, *5*). «Бородавки» несомненно являются элементами надпокрова, стенки ячей — перфо-

ТАБЛИЦА 2

Морфологические признаки пыльцевых зерен изученных видов

Вид	Тип апертур	Размер пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Поверхность экзины	Поверхность бороздной мембраны	Край борозды	Ширина и длина борозды, мкм
Aspidistra elatior	Одиночные, безапертурный	36.4—42.2	2.3	Бугорчатая	—	—	—
A. fimbriata	То же	42.2	2.3	»	—	—	—
A. hainanensis	» »	38.4—40.3	2.3	»	—	—	—
Astelia alpina	Одиночные, 1-бороздный	17.2—19.2 × 24.9—26.8	2.1	Перфорированно-шиповатая	—	Волнистый	Щелевидные, до концов пыльцевого зерна
A. argyrosoma	То же	17.2—19.2 × 24.9—28.8	1.9	То же	Бугорчатая	»	2.5, до концов пыльцевого зерна
A. cunninghamii	» »	19.2—21.1 × 32.6—36.4	1.9	» »	—	»	Щелевидные, до концов пыльцевого зерна
A. nervosa	Одиночные, 1-бороздный, 3-лучевой	19.2—21.1 × 32.6—48.0	2.3	» »	Бугорчатая	»	3.0—5.0, до концов пыльцевого зерна
Cohnia neocaledonica	Одиночныс, 1-бороздный	20.3—23.5 × 34.5—36.4	1.9	Складчато-перфорированная	Складчато-бугорчатая	»	8.0—10.0, до концов пыльцевого зерна
Cordilyne australis	Одиночные, 1-бороздный, 3-лучевой	32.6—34.5 × 53.7—55.6, 48.0	1.5	То же	Гладкая	Рваный	3.0—5.0, заходят на проксимальную сторону
C. cannaefolia	Одиночные, 1-бороздный	13.4—21.1 × 38.4—40.3	2.4	Перфорированная	Гладкая или с мелкими редкими бугорками	»	5.0, заходят на проксимальную сторону
C. dracaenoides	То же	28.8—34.5 × 32.6—49.9	1.9	То же	То же	»	То же
C. javanica	» »	19.2—21.1 × 44.1—49.9	2.1	» »	» »	»	5.0—7.0, далеко заходят на проксимальную сторону

C. sieberi	» »	19.2—28.8 × 34.5—42.2	**2.8**	» »	» »	»	**3.0, далеко за**ходят на проксимальную сторону
C. stricta	» »	24.9—26.8 × 38.4—40.3	1.9	Мелко-сетчатая	Гладкая	»	3.0—5.0, далеко заходят на проксимальную сторону
Dracaena elliptica	» »	67.2—76.8 × 90.2—115.2	2.8	Перфорированная	Мелко-бугорчатая	Ровный	34.0, до концов пыльцевого зерна
D. fragrans	» »	46.0—49.9 × 51.8—55.6	2.3	Складчато-перфорированная	То же	»	5.0—15.0, до концов пыльцевого зерна
Hanguana malayana	Одиночные, безапертурный	24.9—26.8	2.3	Шиповатая	—	—	—
Hemerocallis calathina	Одиночные, 1-бороздный	53.7—57.6 × 96.0—99.8	3.8	Крупно-сетчатая, равномерная; стенки сплошные, извилистые	Мелко-бугорчатая	Волнистый	10.0, до концов пыльцевого зерна
H. fulva	То же	53.7—76.8 × 115.2—127.8	2.3	Крупно-сетчатая, неравномерная; стенки однорядные, дробные	Гладкая	»	2.0—3.0, до концов пыльцевого зерна
H. graminea	» »	40.3—44.1 × 57.6—90.2	1.9	Крупно-сетчатая, неравномерная; стенки сплошные и дробные однорядные	»	»	15.0, до концов пыльцевого зерна
H. middendorfii	Одиночные и квадратные тетрады; 1-й бороздный	99.8—109.4 44.1—49.9 × 90.2—92.1	2.9	То же	Гладкая, мелкобугорчатая	»	3.0, до концов пыльцевого зерна
H. minor	Одиночные, 1-бороздный	49.9—65.2 × 76.8—86.4	2.3	» »	Гладкая	»	То же
H. plicata	То же	63.3—67.2 × 94.0—97.7	3.3	» »	»	»	» »
Herreria montovidensis	» »	26.8—38.4 × 30.7—46.0	1.9	Сетчатая, равномерная; стенки сплошные и с редкими перфорациями	—	» »	Щелевидная, до концов пыльцевого зерна

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Тип апертур	Размер пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Поверхность экзины	Поверхность бороздной мембраны	Край борозды	Ширина и длина борозды, мкм
Herreria stellata	Одиночные, 1-бороздный	28.8—30.7 × 46.0—48.0	1.5	Сетчатая, равномерная; стенки сплошные и с редкими перфорациями	—	Волнистый	Щелевидная, до концов пыльцевого зерна
Herreriopsis elegans	То же	24.9—28.8 × 42.2—44.1	1.5	То же	—	»	То же
Hosta albamarginata	» »	53.7—55.6 × 76.8—78.6	1.9	Бородавчатая	Бугорчатая	»	3.0—5.0, до концов пыльцевого зерна
H. crispula	» »	44.1—46.0 × 63.3—65.2	3.8	»	»	»	То же
H. minor	» »	51.8—53.7 × 71.0—88.4	3.8	»	»	Рваный	» »
H. montana	» »	49.9—53.7 × 76.8—92.1	2.8	»	»	»	15.0, до концов пыльцевого зерна
H. plantaginea	» »	76.8—88.3 × 126.7—138.2	3.8	Крупно-сетчатая, равномерная; стенки сплошные	»	»	5.0, до концов пыльцевого зерна
H. rectifolia	» »	48.0—49.9 × 78.6—86.4	3.8	Бородавчатая	»	»	То же
H. undulata	» »	38.4—46.0 × 72.9—78.6	3.8	»	»	Волнистый	» »
H. ventricosa	» »	61.4—65.2 × 134.4—138.2	4.8	»	Крупно-бугорчатая	Рваный	25.0, до концов пыльцевого зерна
Ixiolirion montanum	Одиночные, 1-бороздный, 3-лучевой	46.0—53.7 × 59.5—67.2	1.5	Мелко-сетчатая, стенки сплошные	Оперкулум	Волнистый	8.0—10.0, до концов пыльцевого зерна
I. tataticum	Одиночные, 1-бороздный	28.8—38.4 × 48.0—57.6	1.9	То же	»	»	То же

Leucocrinum montanum	Тетраэдрические тетрады, 1-бороздный	57.6—67.2 57.6—61.4 × 96.0—97.9	2.7	Бугорчатая, сетчатая, равномерная и неравномерная; стенки сплошные или дробные	Бугорчатая	Волнистый	5.0—7.0, до концов пыльцевого зерна
Sansevieria carnea	Одиночные, 1-бороздный	26.8—30.7 × 40.3—51.8	1.9	Перфорированная	—	Ровный	1.5—2.0, незначительно заходит на проксимальную сторону
S. cylindrica	То же	53.7—57.6	1.9	Складчато-перфорированная	Мелко-бугорчатая	»	35.0, округлая
Tupistra gradistigma	Одиночные, безапертурный	42.2—53.7	1.9	Бородавчато-перфорированная	—	—	—
T. macrostigma	То же	38.4—40.3	1.9	То же	—	—	—
T. squalida	» »	38.4—40.3 × 44.1—48.0	1.9	Бугорчатая	—	—	—

рированный покров, ниже располагаются короткие столбики и тонкий подстилающий слой.

Сопоставив наши результаты с опубликованными ранее (Schulze, 1982c; Ma, Hong, 1990) для видов *Convallarieae*, можно констатировать, что пыльцевые зерна видов *Aspidistra* и *Tupistra* различаются по рисунку поверхности экзины и апертурам. Для видов *Aspidistra* характерен один апертурный тип (безапертурный) и несколько вариантов поверхности экзины. Пыльцевые зерна видов *Tupistra* могут быть 1-бороздные и безапертурные и имеют, так же как и виды *Aspidistra*, различия по скульптуре экзины. Пыльцевые зерна *A. tonkinensis* (Gagnep.) Wang et Lang, так же как и пыльцевые зерна *T. grandistigma*, являются безапертурными, сфероидальными с бородавчато-перфорированной (tuberculate-perforate) скульптурой. Безапертурные пыльцевые зерна с бородавчатой (gemmate) поверхностью характерны только для видов *Aspidistra* (*A. subrotata* Y. Wang et C. C. Huang, *A. minutiflora* Stapf). Пыльцевые зерна *T. squalida*, *A. elatior*, *A. fimbriata* и *A. dolichanthera* X. X. Chen сходны по наличию бугорчатой (areolate) поверхности. Кроме бугорчатой и бородавчато-перфорированной в роде *Tupistra* обнаружена перфорированная (perforate — *T. delavayi* Franch.) и сетчатая (reticulate — *T. yunanensis* Wang et Liang и *T. membranacea* Hong) экзины. Перфорированная и сетчатая экзины отсутствуют в роде *Aspidistra.*

Дистально-1-бороздные лодочковидные с перфорированной поверхностью пыльцевые зерна *T. delavayi* сходны с пыльцевыми зернами *Rohdea japonica* (Thunb.) Roth. Включаемые в трибу *Convalarieae* роды *Convallaria* L., *Reineckea* Kunth, *Speirantha* Baker, так же как род *Rohdea* Roth и отдельные виды *Tupistra*, имеют лодочковидные 1-бороздные пыльцевые зерна. Однако пыльцевым зернам *Convallaria majalis* L., *Speirantha gardenii* (Hook.) Baill, *Reineckea carnea* (Andr.) Kunth в отличие от пыльцевых зерен *R. japonica* свойственна микро-перфорированная экзина. Следовательно, по строению экзины род *Rohdea* занимает как бы промежуточное положение между родами *Convallaria*, *Reineckea*, *Speirantha* и родом *Tupistra*, у отдельных видов которого обнаружена

перфорированная поверхность экзины. Одновременно с этим по типу апертур и скульптуре экзины род *Tupistra* является связующим звеном между родом *Rohdea* и родом *Aspidistra*, отдельные виды которого, так же как и виды *Tupistra*, имеют безапертурную пыльцу с бородавчато-перфорированной экзиной. На несколько обособленное положение рода *Aspidistra* в трибе *Convallarieae* указывают также кариологические данные (Yang, Zhu, 1990). Для родов *Convallarieae* характерно одно хромосомное число 2n = 38, в то время как у видов *Aspidistra* обнаружено 2n = 36, 38. По кариотипу наиболее сходны *Rohdea* и *Tupistra*, различаясь только по наличию или отсутствию пары субметацентрических хромосом, и при этом кариотип *Rohdea* менее сходен с *Convallaria*, чем с *Aspidistra* и *Speirantha*.

Изученные 3 вида *Astelia* близки палинологически (табл. 2). Виды *Astelia* очень незначительно различаются по морфометрическим признакам пыльцы. Однако у вида *A. argyrocoma* наряду с 1-бороздными обнаружены в незначительном количестве пыльцевые зерна с 3-лучевой апертурой. По типу апертуры и скульптуре экзины к роду *Astelia* близок эндемичный для о-ва Тасмания род *Milligania* Hook f. (*M. peperensis* Косенко, неопубл.). Палинологически оправдано выделение родов *Astelia* и *Milligania* в сем. *Asteliaceae*, так как пыльцевые зерна этих родов отличаются от остальных родов в *Asparagineae* (sensu Takhtajan, 1997) наличием перфорированно-шиповатой экзины. Вопрос об объеме сем. *Asteliaceae* остается спорным. R. Dahlgren et al. (1985) и А. Тахтаджян (1987) включали в *Asteliaceae* 4 рода: *Astelia*, *Milligania*, *Cordyline* и *Cohnia*. Позднее объем семейства *Asteliaceae* был существенно пересмотрен. Дополнительно были включены в семейство роды *Neoastelia* J. B. Williams и *Callospermum* Skottsb., род *Cordyline* был исключен из *Asteliaceae* и переведен либо в *Dracaenaceae* (Takhtajan, 1997), либо в *Lomandraceae* (Kubitzki, 1998). В последних работах род *Cohnia* рассматривается в объеме рода *Cordyline*. Данные о морфологии пыльцы родов *Neoastelia* и *Callospermum* отсутствуют.

Результаты настоящего исследования значительно дополняют имеющиеся литературные данные (Schulze, 1983b) по роду *Cordyline*. Установлено, что у всех видов *Cordyline* 1-бороздные пыльцевые зерна, лишь у *C. australis* наряду с 1-бороздными в единичных экземплярах обнаружены пыльцевые зерна с 3-лучевой апертурой. Достаточными видовыми признаками *Cordyline* являются размеры пыльцы, толщина и рисунок поверхности экзины, строение борозды. Отличительными признаками рода *Cordyline* являются: мелкие, не широкие, длинные, заходящие на проксимальную сторону борозды с рваным краем и гладкой или почти гладкой мембраной, наличие перфорированного, складчато-перфорированного и мелкосетчатого типов структуры экзины.

Пыльцевые зерна *Cohnia* (табл. 2), так же как и пыльцевые зерна *Cordyline*, 1-бороздные, однако значительно отличаются от последних по строению борозды. Борозда у пыльцевых зерен *Cohnia neocaledonica* более короткая, не заходит на проксимальную сторону, более глубокая и широкая с закругленными концами и складчато-бугорчатой мембраной. Данные признаки, по-видимому, могут быть основанием для принятия самостоятельности рода *Cohnia*, морфологически близкого к роду *Cordyline*. При этом следует отметить, что для пыльцевых зерен *Cohnia neocaledonica*, так же как и для пыльцевых зерен *Cordyline australis*, характерна складчато-перфорированная поверхность экзины.

Роды *Dracaena* и *Sansevieria* (табл. 2) сходны между собой по главным палинологическим признакам, по типу апертур и структуре экзины. Виды *D. fragrans*, *D. elliptica*, *S. cylindrica*, а также *S. nilotica* Baker и *S. stuckyi* Godefr. (Yano, 1994) характеризуются сплющенно-сфероидальной формой пыльцевых зерен (табл. II, *8*) и очень широкой апертурной зоной, занимающей почти половину поверхности (табл. VI, *1*—*3*, *6*). Наряду с такими апертурами у видов *S. cylindrica* и *S. nilotica* у отдельных пыльцевых зерен выявлена опоясывающая очень длинная борозда, которая несколько смещена, по-видимому, на дистальную сторону. Поверхность экзины пыльцевых зерен *D. fragrans* и *S. cylindrica*, имеющих широкую апертурную зону, складчато-перфорированная (табл. II, *8*—*10*; VI, *1*). У пыльцевых зерен *S. nilotica* и

S. stuckyi, имеющих опоясывающую борозду, поверхность перфорированная, перфорации очень мелкие и густо расположены. У пыльцевых зерен китайских видов *Dracaena* также перфорированная и складчато-перфорированная экзина (Ye, 1993). Пыльцевые зерна *S. carnea* имеют длинную дистальную борозду, незначительно заходящую на проксимальную сторону (табл. V, *10*, *11*).

В целом пыльцевые зерна родов *Dracaena* и *Sansevieria* (табл. 2) хорошо отличаются от пыльцевых зерен рода *Cordyline* как по строению борозды, так и по рисунку поверхности экзины. При наличии одного апертурного типа (однобороздный) пыльцевые зерна большинства изученных видов *Dracaena* и *Sansevieria* (табл. VI, *2*, *3*, *6*) имеют более широкие, чем у пыльцы видов *Cordyline*, борозды (табл. I, *16*; II, *5*, *6*). Выявленная у видов *Dracaena* (табл. II, *8*, *9*) и *Sansevieria* (табл. VI, *1*) складчато-перфорированная экзина в значительно меньшей степени выражена у *C. australis* (табл. II, *2*), а у остальных видов *Cordyline* экзина перфорированная (табл. II, *1*, *3*, *4*). Наиболее близок к видам *Cordyline* по морфологии пыльцы вид *S. carnea*, характеризующийся более узкими и короткими бороздами и перфорированной экзиной (табл. V, *8*, *10*). Таким образом, палинологические данные согласуются с мнением авторов (Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987) о выделении родов *Dracaena* и *Sansevieria* в сем. *Dracaenaceae*, в значительно меньшей степени — с точкой зрения Takhtajan (1997) о включении также рода *Cordyline* в данное семейство.

Имеющиеся незначительные палинологические данные, полученные на световом уровне (Schultze, 1982a, b) и с использованием сканирующего электронного микроскопа (Chanda, Ghosh, 1976; Свенторжецкая, 1999), не подтверждают рассмотрение рода *Cordyline* вместе с родами *Lomandra* Labill., *Laxmania* R. Br., *Arthropodium* R. Br., *Eustrephus* R. Br., *Trichopetalum* Lindl., *Sowerbaea* Smith в объеме сем. *Lomandraceae* (Kubitzki, 1998). Пыльцевые зерна видов *Arthropodium* 1-бороздные с сетчатой экзиной и заходящей на проксимальную сторону бороздой. Пыльцевые зерна *Eustrephus latifolia* R. Br. более мелкие, также 1-бороздные, борозда значительно короче и доходит до концов пыльцевого зерна, экзина мелкосетчатая. Пыльцевые зерна *Sowerbaea juncea* Smith с очень длинной опоясывающей бороздой (syncolpat — Schulze, 1982b) и мелкосетчатой экзиной. Пыльцевые зерна монотипного южноамериканского рода *Trichopetalum* обладают уникальной для данной группы родов перфорированно-шиповатой скульптурой. Пыльцевые зерна *Lomandra multiflora* (R. Br.) J. Britten и *L. patens* A. T. Lee, так же как и пыльца *Sowerbaea*, имеют опоясывающую борозду (sulculate — Chanda, Ghosh, 1979) и перфорированно-бугорчатую поверхность. Согласно выше перечисленным признакам, пыльцевые зерна *Cordyline* наиболее сходны по длине борозды с родом *Arthropodium*, по поверхности экзины близки к роду *Eustrephus*.

Морфология пыльцы рода *Hanguana* (табл. 2) подтверждает целесообразность принятия сем. *Hanguanaceae* и порядка *Hanguanales* (Takhtajan, 1997). Сфероидальные, сравнительно мелкие (по классификации Erdtman, 1945 — среднего размера), безапертурные, с шиповатой поверхностью пыльцевые зерна монотипного рода *Hanguana* выделяются среди родов порядка *Asparagales* s. l. По наличию шипов на поверхности экзины проявляется некоторое сходство пыльцы *Hanguana* и *Astelia*, однако происхождение и строение эктэкзины этих родов, по всей вероятности, различно. В случае *Astelia* — шипы являются надпокровными элементами тектатной эктэкзины, а у пыльцевых зерен *Hanguana* столбики в структуре эктэкзины не прослеживаются. Для уточнения места сем. *Hanguanaceae* в системе *Lilianae* необходимо подробное изучение ультраструктуры эктэкзины.

Хорошо известно, что для многих родов *Lilianae* характерны 1-бороздные, лодочковидные и эллипсоидальные пыльцевые зерна с сетчатой и крупносетчатой поверхностью экзины. Признаками, позволяющими разграничивать пыльцевые зерна с сетчатой и крупносетчатой экзиной, являются расположение ячей на поверхности в зависимости от их размера и строение стенок ячей. В частности, у пыльцевых зерен родов *Melanthieae* (сем. *Melanthiaceae* — Косенко, 1987), части видов *Fritillaria* (сем. *Liliaceae* — Косенко, 1991) обнаружено неравномерное распределение ячей по

поверхности. Как правило, наиболее крупные ячеи находятся в центре проксимальной и латеральных сторон и постепенно уменьшается их размер по направлению к концам пыльцевого зерна и краям борозды, при этом на концах пыльцевых зерен четкая мелкосетчатая экзина.

Изученные виды *Hemerocallis* (табл. 2) имеют крупные и очень крупные пыльцевые зерна чаще с широкой, доходящей до концов пыльцевого зерна, бороздой, с гладкой или реже (в тетраде) мелкобугорчатой бороздной мембраной и крупносетчатой поверхностью. Для пыльцевых зерен видов *Hemerocallis* характерна равномерная и неравномерная сетка. В случае неравномерной сетки значительно выделяются по структуре экзины концы пыльцевого зерна, где поверхность мелкоперфорированная или бугорчатая, в то время как остальная, бóльшая, часть поверхности является крупносетчатой. Аналогичное распределение ячей на поверхности имеют пыльцевые зерна отдельных видов *Bomarea* Mirb. (сем. *Alstroemeriaceae* — Косенко, 1994б) и *Hesperaloe parviflora* (Torr.) Coulter (сем. *Agavaceae* — Alvarez, Köhler, 1987). Среди *Lilianae* наиболее значительно выражено различие по рисунку экзины у пыльцы *Hymenocallis* Salisb. (сем. *Amaryllidaceae*). У пыльцевых зерен *Hymenocallis speciosa* Salisb. (Schulze, 1983b) и *H. quitoensis* Herb. (Meerow, Dehgan, 1985) при общей крупносетчатой поверхности на концах имеются палочковидные или ушковидные (auriculate) выросты, образованные интектатной эктэкзиной.

Что же касается строения стенок ячей, то у видов *Hemerocallis* они чаще извилистые и гладкие, образованные сросшимися головками столбиков (табл. II, *13*; III, *1*, *5*, *7*), очень редко дробные однорядные. Комплекс палинологических признаков указывает на обособленное положение рода *Hemerocallis* и правомочность принятия монотипного сем. *Hemerocallidaceae*.

Спорным и палинологически не обоснованным является включение в сем. *Hemerocallidaceae* родов *Phormiaceae* J. G. Agardh (Kubitzki, 1998). По морфологии пыльцы сем. *Phormiaceae* является однородным и обособленным в порядке *Asparagales* (Косенко, 1994а, б). В отличие от рода *Hemerocallis* пыльцевые зерна родов *Phormium* J. R. et J. G. Forst., *Stypandra* R. Br., *Agrostocrinum* F. Muell., *Ruacophila* Blume с 3-лучевой апертурой и мелкосетчатой экзиной. Заслуживает особого внимания род *Agrostocrinum*, пыльцевые зерна которого имеют, так же как и остальные роды *Phormiaceae*, 3-лучевые апертуры, но в отличие от последних родов лучи апертуры *Agrostocrinum* далеко заходят на противоположную сторону, образуя на концах треугольной формы расширения.

Североамериканский монотипный род *Leucocrinum* часто сближают с родом *Hemerocallis* и включают в сем. *Hemerocallidaceae* (Тахтаджян, 1987). Пыльцевые зерна *L. montanum* могут быть как одиночные, так и собранные в тетрады. В изученном нами материале в одном образце (W-S Dakota) пыльцевые зерна одиночные, с равномерной сетчатой экзиной и дробными однорядными стенками ячей, что соответствует ранее опубликованным данным (Schulze, 1983c; Alvarez, Kohler, 1987). В 2 других изученных образцах (Oregon, California) пыльцевые зерна в тетрадах и рисунок поверхности варьируют от бугорчатого до равномерного сетчатого с дробными или реже сплошными стенками ячей. Полученные результаты подтверждают выявленный ранее (Ornduff, Cave, 1975) на популяционном уровне полиморфизм в организации пыльцевых зерен (монады и тетрады) и распределении этих растений по ареалу (тетрады — в западных частях США и увеличивается число растений с одиночными пыльцевыми зернами по направлению на восток США). Кроме того, наши данные по роду *Leucocrinum* коррелируют с результатами исследования M. Takahashi (1980), который на примере вида *Hemerocallis middendorfii* показал изменение скульптуры экзины при развитии микроспоры. Было установлено, что в тетраде и сразу после ее распада поверхность экзины равномерная бугорчатая и затем она постепенно переходит в сетчатую, так как именно в этот период микроспора быстро увеличивается в размере и изменяет форму. У зрелых пыльцевых зерен *H. middendorfii* экзина крупносетчатая с дробными или сплошными стенками ячей.

В целом пыльцевые зерна рода *Leucocrinum* отличаются от пыльцевых зерен рода *Hemerocallis* более короткими бороздами и равномерной сеткой на поверхности экзины.

Родство или относительное сходство рода *Leucocrinum* по морфологии пыльцы с родами *Alectorurideae* (сем. *Anthericaceae*) подвергается сомнению. Включаемый в *Alectorurideae* (Kubitzki, 1998) род *Paradisea* Mazzuc. (*P. liliastrum* (L.) Bert. — Kosenko, Sventorzhetzkaya, 1999) имеет широко-сфероидальной формы пыльцевые зерна с крупносетчатой и дробными однорядными стенками ячей (simplicolumellate muri) экзиной и по сочетанию признаков пыльцы сходен с отдельными видами рода *Ornithogalum* L. (*Hyacinthaceae*) или отдельными видами рода *Lilium* L. (*Liliaceae*).

Другой североамериканский, также монотипный, род *Hesperocallis* A. Gray, нередко включаемый в сем. *Hemerocallidaceae*, в отличие от рода *Hemerocallis* имеет равномерную сетку на поверхности пыльцы, а в отличие от рода *Leucocrinum* — сплошные стенки ячей. Комплекс признаков строения сетки на поверхности пыльцы и ультраструктуры экзины позволяет рассматривать роды *Hemerocallis*, *Leucocrinum* и *Hesperocallis* в рамках отдельных палинотипов (Chung, Jones, 1989).

Роды *Herreria* и *Herreriopsis* близки палиноморфологически и характеризуются дистально-1-бороздными пыльцевыми зернами с узкой или щелевидной бороздой, доходящей до концов пыльцевого зерна, и равномерной сетчатой экзиной (табл. III, *13*, *14*; IV, *1*). По набору признаков пыльцы роды *Herreria* и *Herreriopsis* наиболее сходны с отдельными представителями *Asparagiineae*, и нет достаточных оснований для включения их в *Asteliinae* (Takhtajan, 1997).

Изученные виды *Ixiolirion* крупные по размеру, 1-бороздные, с мелкосетчатой экзиной и достаточно широкой (8.0—10.0 мкм) с оперкулумом бороздой. Особенности строения спородермы не являются основанием для включения этого рода в сем. *Amaryllidaceae*, пыльцевые зерна представителей которого в большинстве случаев значительно крупнее, с иным рисунком поверхности и без оперкулума на борозде (Schulze, 1983c) и в определенной степени соответствуют мнению авторов о включении рода *Ixiolirion* в качестве монотипного семейства в порядок *Tecophyllales*. Для отдельных видов сем. *Tecophyllaceae*, в частности родов *Cyanella* L., *Conanthera* Ruiz. et Pav., *Odontostemon* Torr., так же как и для видов *Ixiolirion*, характерны оперкулятные пыльцевые зерна с мелкосетчатой экзиной (Schulze, 1983c; Simpson, 1985).

В последних вариантах системы *Lilianae* авторы пришли к единому, палинологически обоснованному, мнению о восстановлении монотипного сем. *Hostaceae* (*Funkiaceae* Horaninov). Пыльцевые зерна большинства видов *Hosta* отличаются своими размерами (крупные и очень крупные, длина большой оси доходит до 138.2 мкм у *H. ventricosa*), широкими с крупнобугорчатой мембраной бороздами и бугорчатой (regulato-granulate) экзиной. Среди видов *Hosta* значительно выделяется *H. plantaginea*, имеющий крупносетчатую со сплошными стенками ячей экзину и более узкие борозды, что вполне согласуется с выделением его в отдельный подрод *Niobe* или *Hosta* (Fujita, 1976). Комплекс палинологических признаков, включая подробное изучение ультраструктуры экзины (Chung, Jones, 1989), позволяет рассматривать роды *Leucocrinum*, *Hesperocallis* и *Hosta* как сходные по ряду признаков и производные от одной предковой формы.

Благодарности

Выражаю благодарность всем коллегам, оказавшим нам помощь в сборе гербарного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гладкова А. Н., Самойлович С. Р. Морфология пыльцы некоторых видов тропических и аридных субтропических растений // Пустыни СССР и их освоение. М., 1954. С. 634—745.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы *Tofieldieae, Narthecieae, Melanthieae, Xerophylleae* (*Melanthiaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 10. С. 1318—1330.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы рода *Fritillaria* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1201—1210.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы и вопросы систематики семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 1—15.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы семейств *Phormiaceae, Blandfordiaceae* и *Doryanthaceae* // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 7. С. 1—12.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы семейства *Alstroemeriaceae* // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 8. С. 1—8.

Куприянова Л. А. Морфология пыльцы Однодольных растений // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1948. Сер. 1. Вып. 7. С. 163—262.

Морфология пыльцы растений Китая. Пекин, 1960. 276 с. (на кит. яз.).

Рябкова Л. С. Палинография флоры Таджикской ССР. Осоковые — Портулаковые. Л., 1987. 108 с.

Свенторжецкая О. Ю. Морфология пыльцы трибы *Alectorurideae* (*Anthericaceae*) // Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия. Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. М., 1999. С. 262—263.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 438 с.

Чжан Ци-Тан, Ван Ти-мин. Морфология пыльцы медоносных растений Китая // Acta Bot. Sinica. 1965. Vol. 13. N 4. P. 339—374 (на кит. яз.).

Alvarez A., Köhler E. Morphologia del pollen de las *Agavaceae* y alqunos generos afines // Grana, 1987. Vol. 26. N 1. P. 25—46.

Beug H. J. Leitfaden der Pollen — Bestimmung. Jena, 1963. Lfg. 1. P. 1—63.

Chanda S., Ghosh L. Pollen morphology and its evolutionary significance in *Xanthorrhoeaceae* // The evolutionary significance of the exine (ed. by I. K. Ferguson, F. Muller). Linn. Soc. Symp. London, 1976. Ser. N 1. P. 527—559.

Chanda S., Ghosh K., Nilsson S. On the polarity and tetrad arrangements in some mono- and diaperturate angiosperm pollen grain // Grana. 1979. Vol. 18. N 1. P. 21—31.

Chase M. W., Rudall P. J., Conran J. G. New circumscriptions and a new family of asparagoid lilies: genera formerly included in *Anthericaceae* // Kew Bull. 1996. Vol. 51. N 4. P. 667—680.

Chung M. G., Jones S. B. Pollen morphology of *Hosta* Tratt. (*Funkiaceae*) and related genera // Bull. Torrey Bot. Club, 1989. Vol. 116. N 1. P. 31—44.

Cranvell L. M. New Zealand pollen studies. The monocotyledons // Bul. Auckland Inst. Mus. 1953. Vol. 3. P. 1—91.

Dahlgren R. M. T., Clifford T. H., Yeo P. F. The families of the Monocotyledons. London etc., 1985. 520 p.

Erdtman G. An introduction to pollen analysis. Uppsala, 1943. 239 p.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm etc., 1952. 539 p.

Fujita N. The genus *Hosta* (*Liliaceae*) in Japan // Acta Phytotax. Geobot. 1976. Vol. 27. N 3. P. 66—96.

Halbritter H., Hesse M. Sulcus morphology in some monocot families // Grana. 1993. Vol. 32. N 2. P. 87—100.

Heusser C. J. Pollen and spores of Chile. Tuscon, 1971. 167 p.

Ikuse M. Pollen grains of Japan. Tokyo, 1956. 303 p.

Yang Di-quing, Zhu Xie-fu. Studies on karyotypes of 5 species of *Rohdea* and *Tupistra* // Acta Phytotax. Sinica. 1990. Vol. 28. N 3. P. 199—206.

Yano Y. Pollen morphology of the flowering plants in greenhouse // Ann. Teukuba Bot. Gard. 1994. Vol. 13. P. 1—17.

Ye G.-Z. Study of the pollen morphology of the genus *Dracaena* (*Liliaceae*) // Acta Bot. Yunnanica, 1993. Vol. 15. N 3. P. 275—277.

Kosenko V., Sventorzhetzkaja O. Pollen morphology and plant taxonomy of the genera *Glyphosperma* and *Paradisea*. Abstr. Posters 678. St. Louis. USA. XVI Int. Bot. Congres. 1999. 405 p.

Kubitzki K. The families and Genera of vascular plants *Lilianae* (except *Orchidaceae*) III, IV. Berlin etc., 1998. 478 p.

Kurosawa K. SEM photomicrographs of pollen of angiosperms // Spec. Publ. Osaka Mus. Nat. Hist. 1991. Vol. 23. 169 p.

Linder H. P., Ferguson I. K. On the pollen morphology and phylogeny of the *Restionales* and *Poales* // Grana. 1985. Vol. 24. N 2. P. 65—76.

Ma Li-ming, Hong De-yuan. Pollen morphology and epidermal characters of leaves in *Convallarieae* // Acta Phytotax. 1990. Vol. 28. N 3. P. 228—236.

Meerow A. W., Deghan B. The auriculate pollen grains of *Hymenocallis quatoensis* Herb. (*Amaryllidaceae*) and its systematic implications // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 4. P. 540—547.
Nair P. K., Sharma M. Pollen morphology of *Liliaceae* // J. Palynol. 1965. N 1. P. 38—61.
Nair P. K., Chaturvedi M. An analysis of pollen morphotypes in some Sudan Monocotyledons // Journ. Palynol. 1978. Vol. 14. N 1. P. 101—107.
Nakamura J. Diagnostic characters of the pollen grains of Japan // Spec. Publ. Osaka Mus. Nat. Hist. 1980. Vol. 12 (pt. 2), 13 (pt. 1). 90 p.
Ornduff R., Cave M. Geography of pollen and chromosal heteromorphism in *Leucocrinum montanum* (*Liliaceae*) // Madrono, 1975. Vol. 23. N 2. P. 65—67.
Praglowski J. Reticulate and allied exines // Grana. 1971. Vol. 11. N 2. P. 79—86.
Praglowski J., Punt W. An elucidation of the microreticulate structure of the exines // Grana. 1973. Vol. 13. N 1. P. 45—50.
Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Thomas A. Le. Glossary of pollen and spore Terminology. 1994. Utrecht. LPP Contributions. 1994. Ser. N 1. 71 p.
Radulescu D. Recherches morpho-palynologiques sur les especes d'*Amaryllidaceae* // Acta Bot. Horti Buc. 1972. P. 245—274.
Radulescu D. Contributions morpho-palynologiques concervant quelques *Liliiflorae* // Acta Bot. Horti Buc. 1973. P. 87—104.
Rudall P. J. The nucellus and chalaza in Monocotyledons: structure and systematics // Bot. Rev. 1997. Vol. 63. N 2. P. 140—181.
Rudall P. J., Furness C. A., Chase M. W., Fay M. F. Microsporogenesis and pollen sulcus type in *Asparagales* (*Lilianae*) // Canad. J. Bot. 1977. Vol. 75. N 3. P. 408—430.
Schimakura M. Palynomorphs of Japanese plants // Spec. Publ. Osaka Mus. Nat. Hist. 1973. N 5. 60 p.
Schulze W. Beitrage zur Taxonomie der Lilifloren. VII. *Philesiaceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Math.-Nat. R. Jena, 1982a. Bd 31. H. 2. S. 277—283.
Schulze W. Beitrage zur Taxonomie der Lilifloren. IX. *Anthericaceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Math.-Nat. R. Jena, 1982b. Bd 31a. H. 2. S. 291—307.
Schulze W. Beitrage zur Taxonomie der Liliforen. X. *Asparagaceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Math.-Nat. R. Jena, 1982c. Bd 31b. H. 2. S. 309—330.
Schulze W. Beitrage zur Taxonomie der Liliforen. XI. *Tecophyllaceae* and *Cyanastraceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich.-Schiller-Univ. Math.-Nat. R. Jena, 1983a. Bd 32. H. 6. S. 957—964.
Schulze W. Beitrage zur Taxonomie der Liliforen. XII. Der Umfang der *Agavaceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Math.-Nat. R. Jena, 1983b. Bd 32. H. 6. S. 965—979.
Schulze W. Beitrage zur Taxonomie der Liliforen. XIV. Der Umfang der *Amaryllidaceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Math.-Nat. R. Jena, 1983c. Bd 32. H. 6. S. 985—1003.
Selling O. H. Studies the Hawaian pollen // The pollen of the Hawaian Phanerogams. Part II. Spec. Publ. Bishopshus. Gotteborg, 1947. N 38.
Simpson M. G. Pollen ultrastructure of the *Thecophyllaceae* // Grana. 1985. Vol. 24. N 2. P. 77—92.
Takahashi M. On the development of the reticulate structure of *Hemerocallis* pollen (*Liliaceae*) // Grana. 1980. Vol. 19. N 1. P. 3—5.
Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

SUMMARY

Pollen morphology of 42 species from 14 genera of the superorder *Lilianae* has been examined with light and scanning electron microscopies. Segregated position of the families *Asteliaceae* (*Astelia, Milligania*), *Hanguanaceae* (*Hanguana*), *Herreriaceae* (*Herreria, Herreriopsis*), *Hemerocallidaceae* (*Hemerocallis*), *Ixioliriaceae* (*Ixiolirion*), *Hostaceae* (*Hosta*) and *Dracaenaceae* (*Dracaena, Sansevieria*) is confirmed. The genera *Aspidistra* and *Tupistra* are palinologically similar to each other and different from all genera of *Convallarieae* by inaperturate grains with areolate and verrucate-perforate exines. The pollen of *Cordyline* differ from that of *Cohnia* by the structure of sulcus. The pollen of *Cordyline australis*, however, has plicate-perforate exine surface, like that of *Cohnia neocaledonica*. The pollen grains of the genera *Dracaena* and *Sansevieria* have plicate-perforate and perforate exines and very wide sulcus that often occupies a half of the exine surface. The species of the genus *Hemerocallis* have large or very large pollen grains, macroreticulate exine with dimorphic exine surface and smooth sulcus membrane. The pollen grains of most investigated *Hosta* species have tuberculate exine ornamentation, wide sulcus with jagged edge and unequal-tuberculate membrane. The pollen of *Hosta plantaginea* is distinguished from that of other *Hosta* species by macroreticulate exine with smooth muri.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.15:582.542.1571.1/5

© М. В. Олонова

ИЗУЧЕНИЕ КОМПЛЕКСА *POA GLAUCA* (*POACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ СИБИРИ

M. V. OLONOVA. THE STUDY OF *POA GLAUCA* (*POACEAE*) COMPLEX IN SIBERIA

Томский государственный университет, Гербарий им. П. Н. Крылова
634050 Томск, пр. Ленина, 36
Поступила 15.03.1999

Проведенные исследования позволяют предполагать, что *Poa glauca* s. l. представляет собой гибридогенный комплекс, внутри которого можно выделить по меньшей мере 4 мелких вида, соединенных между собой переходными формами. На территории Сибири обитают *P. tristis*, *P. bryophila*, *P. litvinoviana*, *P. altaica*. Возможно, *P. tristis* в результате гибридизации с *P. nemoralis* на территории Скандинавии стал исходным для *P. glauca* s. str., на севере Сибири (гибридизировав с *P. arctica*) — для *P. bryophila*, в горах Средней Азии (гибридизация с *P. attenuata*) — для *P. litvinoviana*, в горах Южной Сибири (гибридизация с *P. versicolor* или *P. nemoralis*) — для *P. altaica*. В горах Южной Сибири *P. tristis* имеет переходные формы с ксероморфным азиатским комплексом *P. attenuata* s. l.
Ключевые слова: *Poa*, биоразнообразие, популяции.

Poa glauca Vahl (секция *Stenopoa*) является видом гибридогенного происхождения и отличается крайним полиморфизмом, о чем свидетельствуют хромосомные числа. У *P. glauca* помимо гексаплоидов (Hedberg, 1958; Mosquin, Haylay, 1966, и др.) были выявлены 2n = 49, 56, 62 (Löve, Löve, 1956), 56 (Жукова, 1965), 56, 70 (Jorgensen et al., 1958), 62 (Жукова и др., 1973) и даже 70, 72 (Flovic, 1938, 1940). На территории бывшего СССР было описано по меньшей мере 14 близких к *P. glauca* видов, взаимоотношения между которыми не вполне ясны. Однако, по мнению Н. Н. Цвелёва (1976), большинство из них являются лишь синонимами.

P. glauca был описан в 1790 г. из северной Норвегии M. H. Vahl, который отмечал, что это растение со слабораскидистой метелкой, трехцветковыми колосками, заостренными, опушенными при основании цветками и шиловидными листьями. В издании «Icones plantarum...» (1792) приведен рисунок этого растения: оно мезоморфное, со слегка приподнимающимся стеблем, верхние узлы располагаются приблизительно в верхней части нижней трети стебля, открытые. Метелка узкая, относительно малоколосковая, нижние цветковые чешуи без пучка волосков на каллусе. Этот вид долгое время рассматривался как арктический (Рожевиц, 1934; Polunin, 1959; Сергиевская, 1961; Ревердатто, 1964, и др.) и для Южной Сибири не приводился. В настоящее время этот вид (в разном объеме) признается большинством исследователей (Рожевиц, 1934; Polunin, 1959; Сергиевская, 1961; Цвелев, 1976; Edmondson, 1980; Пробатова, 1985; Soreng, 1994). Существует также мнение, что *P. glauca* правильнее рассматривать в качестве подвида *P. nemoralis* L. (Soreng, 1994). Многие авторы, особенно исследовавшие европейские особи, отмечали морфологическую близость этого вида к *P. nemoralis*. J. Grontved (1942) отмечает, что многие популяции *P. glauca* в Исландии трудноотличимы от *P. nemoralis*, особенно растущие в тенистых местах, где особи становятся более высокими и стройными. J. Palsson (1986) в результате детального изучения *P. glauca* и *P. nemoralis* на популяционном уровне с привлечением кариологических данных пришел к выводу, что на территории

Исландии и Скандинавии имеется множество популяций, возникших в результате интрогрессивной гибридизации между этими двумя видовыми комплексами. При этом чем больше хромосомное число расы, тем она морфологически и экологически ближе к *P. glauca*. Н. Н. Цвелёв (1964, 1974а, б) также отмечает высокий полиморфизм *P. glauca*, указывая, что он возрастает при движении с запада на восток, и высказывает предположение, что в Скандинавии не встречаются особи ни с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями, ни с голым каллусом. На сложность этой видовой группы указывает Э. Ц. Габриэлян (1961), изучавшая мятлики Кавказа.

Несколько позже из Шотландии J. Smith (1800) описал близкий к *P. glauca* вид *P. caesia* Smith. Автор отличает его от *P. glauca* Vahl, указывая, что последний ближе к *P. nemoralis*. Очевидно поэтому именно *P. caesia* отмечался во флорах европейских гор (Reichenbach, 1850; Grisebach, 1853; Hegi, 1906), причем последний автор приводит *P. caesia* и для северных районов — Исландии, Шпицбергена, Скандинавии. *P. glauca* auct. non Vahl рассматривается этими авторами в качестве синонима *P. caesia*. В работе Reichenbach (1850) приведено изображение *P. caesia*. В более поздних работах (Рожевиц, 1934; Polunin, 1959; Сергиевская, 1961; Цвелёв, 1976; Edmondson, 1980) *P. caesia* рассматривается как синоним *P. glauca* Vahl и для Южной Сибири не приводится.

Еще один европейский вид этого родства — *P. balfourii* Parn. был описан (Parnell, 1842) из Шотландии. В качестве специфических признаков приводятся слабоопушенные цветки. Выступающий притупленный язычок, влагалища верхних листьев по длине приблизительно равные пластинке. Нижняя цветковая чешуя 5-нервная, стебель сжатый. Автор выделяет 2 разновидности: var. *rigida* — низкие (3—5 дюймов) и крепкие растения с короткой немногоколосковой метелкой и var. *extensa* — высокие (8—12 дюймов) и стройные растения. Автор отмечает тесную связь этого вида с *P. nemoralis*, но отличает *P. balfourii* по хорошо заметному язычку, а от *P. caesia* — паутинисто-опушенными цветками и соотношением между нижней цветковой чешуей нижнего в колоске цветка и прилежащей к ней колосковой чешуей (у *P. balfourii* цветковая чешуя почти равна прилежащей колосковой, колоски крупнее и колосковые чешуи почти равны). Приведены и рисунки, изображающие описываемый вид, из которых видно, что вид этот хотя и является несколько ксерофилизированным, но все же морфологически довольно близок к группе родства *P. nemoralis*. Этот вид приводится для флоры Карпат (Попов, 1949; Пояркова, 1965; Прокудин, 1977). V. Jirasek (1934) относит карпатские популяции к *P. nemoralis* subsp. *carpatica* Jiras., против чего Ю. Н. Прокудин (1977) решительно возражает, считая, что *P. balfourii* несомненно ближе к *P. glauca*, чем к *P. nemoralis*, хотя и отмечает отдельные особи, произошедшие, вероятно, в результате гибридизации *P. balfourii* и *P. nemoralis*. Н. Н. Цвелёв (1976) также относит карпатские особи к *P. nemoralis* subsp. *carpatica* Jiras. Вместе с тем Цвелёв (1974б) допускает тождественность *P. balfourii* и восточноевропейского *P. tanfiljewii* Roshev.

Приблизительно в это же время начинается описание видов родства *P. glauca* из Сибири. Первым сибирским видом этой группы был *P. altaica* Trin., описанный с Алтая (Trinius, 1829). Приводится этот вид для альпийского и субальпийского поясов верховий р. Ульбы в окр. Риддерского рудника, при этом автор выделяет 2 разновидности — *geniculato-procumbens* (бледно-зеленые, более или менее голые) и *erecta* (серовато-зеленые, с шероховатыми листьями). Немногим позже Ledebour (1831) опубликовал изображение этого вида, из которого видно, что это довольно мезофильное растение, верхний узел которого расположен относительно высоко и открыт, с длинными плоскими листьями и относительно многоколосковой метелкой. E. Boissier (1884) относит *P. altaica* к *P. cenisia* All. (виду, который в настоящее время большинство ботаников сближает с *P. arctica*) в качестве var. *depauperata* Boiss. *P. altaica* принимается в настоящее время большинством ботаников (Крылов, 1914, 1928; Рожевиц, 1934; Ревердатто, 1964; Meusel et al., 1965; Цвелев, 1968, 1976; Сергиевская, 1961; Пешкова, 1979), однако принимают его в разном объеме. Цвелёв

отмечает, что этот вид близок к арктическому *P. glauca* и замещает его на гольцах Южной Сибири и Центральной Азии.

Другой вид этой группы — *P. tristis* Trin. — был описан с Алтая. A. Grisebach (1853) рассматривает *P. tristis* в качестве разновидности *P. laxa*, приводя его только для Алтая наряду с *P. altaica* и *P. caesia* (последний вид приводится как для Алтая, так и для полярных территорий). *P. tristis* характеризуется как растение с узкими линейными листьями, продолговатым заостренным язычком, рыхлой метелкой, веточки которой отходят по 1—3, 2—5-цветковыми колосками.

В том же ранге приводит его для Алтая П. Н. Крылов (1914), в дополнение диагноза указывая, что *P. tristis* представляет собой растение 8—15 см выс., листья чаще вдоль сложенные, 0.5—1.5 мм шир., язычок 1.5—2 мм дл. обыкновенно расщепленный. Метелка очень узкая, немногоколосковая, 1.5—4 см дл. и 4—10 мм шир. Веточки короткие, косо вверх направленные, отходят по 1—2 и несут по 1—3 колоска. Нижняя цветковая чешуя почти равна колосковым, опушена по килю и боковым жилкам, на каллусе имеется характерный пучок волосков. Помимо этого вида им приводится *P. altaica*, а *P. caesia* для гор Южной Сибири больше не приводится. В более поздней работе Крылов (1928) приводит *P. tristis* в ранге вида, в том же статусе приводится он в работах Р. Ю. Рожевица (1934), Л. П. Сергиевской (1961), В. В. Ревердатто (1964), H. Meusel et al. (1965), Л. И. Малышева (1968). Н. Н. Цвелёв (1976) считает этот вид синонимом *P. altaica*, а его тип (Altai, 1833, Bunge) — мелким экземпляром *P. altaica* с не вполне выступившей из влагалища верхнего листа метелкой. Г. А. Пешкова (1979) также относит *P. tristis* к числу синонимов *P. altaica*.

Еще один близкий к *P. glauca* вид — *P. bryophila* Trin. — был описан в 1836 г. с Чукотки (Grisebach, 1853). Цвелёв (1964), приводя этот вид для арктической Сибири (от Чукотки до Полярного Урала), отмечает, что он отличается от *P. glauca* только коротковолосистыми между жилками нижними цветковыми чешуями, а позднее (Цвелёв, 1976) низводит его до разновидности *P. glauca* var. *bryophila* (Trin.) Tzvel. Н. С. Пробатова (1985) также рассматривает *P. bryophila* как разновидность *P. glauca*.

Множество видов родства *P. glauca* s. l. было описано с гор Средней Азии. Большинство из них являются относительно узкими эндемиками, но один из них — *P. litvinoviana* Ovzc., вид, описанный с Зеравшанского хр., приводится Цвелёвым (1976) для Алтая. По авторскому описанию, это невысокое, до 35 см выс., растение, с узкими, 1—1.5 мм шир., чаще вдоль свернутыми листьями и язычком 1.5—1.6 мм дл. Метелка 3—4 см дл., продолговатая, веточки 3—10 мм дл., колоски 2—4-цветковые, 4—5(6) мм дл. Нижняя цветковая чешуя при основании без характерного пучка волосков, по килю и боковым жилкам голая или прижато-волосистая. В. К. Пазий (1962) отмечает, что в альпийской области Памиро-Алая и Тянь-Шаня *P. litvinoviana* довольно сильно варьирует. Здесь встречаются растения с самыми разнообразными признаками, как с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями, так и с голыми, причем все эти комбинации можно наблюдать на одном гербарном листе. Постоянно только отсутствие пучка волосков на каллусе. Цвелёв (1968) относит *P. litvinoviana* к центральноазиатскому виду *P. albertii* Regel, а позднее (Цвелёв, 1976) — к *P. glauca* s. l. в качестве подвида subsp. *litvinoviana* (Ovzc.) Tzvel., приводя его, помимо Средней и Центральной Азии, для южных районов Алтая.

Следующий вид этой группы, приводящийся для территории Сибири и описанный В. В. Ревердатто (1936) с севера Красноярского края, *P. evenkiensis* Reverd. Автор характеризует новый вид как серовато-зеленое крепкое растение 30—45 см выс., облиственное до 1/2—1/3 стебля, листья плоские, 5—7 мм дл. и до 3 мм шир. Язычок до 3 мм дл. Метелка 5—8 см дл. и до 2 см шир., чаще сжатая, веточки 1—5 см дл., несущие по 1—5 колосков, отходящие от нижнего узла по 2—3 (4) вместе. Колоски широкие, овальные, 6—7 мм дл., нижняя цветковая чешуя 3.5 мм дл. с ясно выделяющимися жилками, при основании с небольшим пучком волосков, между

жилками коротко- и рассеянно-волосистая. Во «Флоре Красноярского края» (Ревердатто, 1964) приводится единственное местонахождение этого вида. Цвелёв (1964) относит этот вид к *P. glauca* в качестве синонима, отмечая, что он был описан по относительно широколистным экземплярам, собранным в более влажном месте.

P. anadyrica Roshev., хотя и был описан Рожевицем (1949) с Чукотки, Цвелевым (1964) отмечается и для территории Якутии. Согласно авторскому описанию, это растение 20—40(60) см выс., с узкими, 0.5—1.5 мм дл., листьями, язычок 1—2 мм дл., метелка многоколосковая, более или менее сжатая, 5—9 см дл. и 0.7—2 см шир.; веточки 1—3 см дл., по 1—3 в каждом узле. Колоски 5—6 мм дл., ось колоска голая, без соединительных волокон (очевидно, здесь имеется в виду отсутствие пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи, так как именно этот пучок в литературе часто называется соединительными волокнами). По мнению Цвелёва (1964), единственное отличие этого вида от *P. glauca* — отсутствие пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. Впоследствии *P. anadyrica* рассматривается Цвелёвым (1976) как разновидность *P. glauca* var. *anadyrica* (Roshev.) Tzvel. Пробатова (1985) также рассматривает *P. anadyrica* в качестве разновидности *P. glauca*.

Исследование комплекса видов родства *P. glauca* на территории Сибири подтвердило его полиморфизм. Огромная территория со сложной геологической историей, разнообразие условий и соседство, помимо *P. nemoralis*, с не менее сложным агрегатом *P. attenuata* Trin. s. l. отразилось на морфологии вида, внесло дополнительный вклад в его изменчивость и дополнительные сложности в систематику.

При описании новых видов авторы в основном опирались на количественные признаки (общая высота растений, размеры колосков, длина язычка) и качественные (наличие опушения между жилками нижней цветковой чешуи, наличие или отсутствие характерного пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи и отчасти опушение оси колоска). Последние 4 признака являются наиболее значительными, поскольку их изменчивость не зависит от окружающей среды, а изучение их изменчивости может дать представление о генетическом разнообразии и связях мятликов этой сложной группы. Для определения таксономической ценности этих признаков было предпринято изучение их варьирования на популяционном уровне.

Для исследования были использованы материалы, хранящиеся в гербариях (LE, MHA, MW, KW, NS, NSK, ALT), большое число образцов, любезно присланных во временное пользование из гербариев Швеции (LD, UPS) и Новергии (BG), а также специально собранные в экспедициях. Кроме того, были использованы данные, приведенные в «Арктической флоре СССР» (Цвелёв, 1964). Поскольку там *P. anadyrica* (отличающаяся голым каллусом) и *P. bryophila* (особенностью которой являются опушенные между жилками нижние цветковые чешуи) рассматриваются как самостоятельные виды, именно эти признаки и учитывались при нанесении отдельных морф на карту. Исследование изменчивости на американском континенте не проводилось из-за недостатка материала. Однако литературные данные подтверждают фенетическое многообразие этого вида на территории Северной Америки (Hulten, 1942, 1960; Butters, Abbe, 1947; Porsild, Cody, 1980).

Просмотр гербарных материалов показал, что форма, которая в Сибири принимается за типичную для *P. glauca*, по-видимому, исходная, давшая в результате гибридизации с *P. nemoralis* то, что было описано из Скандинавии как *P. glauca*. Растение высотой 15—25 см, с мощным толстым стеблем, узлами, сосредоточенными при основании стебля и прикрытыми влагалищами нижерасположенных листьев, относительно широкими, иногда вдоль сложенными листовыми пластинками, крупными колосками, расположенными на веточках крепкой пирамидальной метелки по 2—3(4), и крупными, почти равными прилежащим цветковым, колосковыми чешуями (рис. 1). Встречается практически по всему ареалу вида, однако наряду с *P. glauca* отмечаются и многочисленные уклонения в сторону большего или меньшего размера всего растения или отдельных органов (колосков, например), большей или меньшей ксероморфности. Существенно варьируют и качественные признаки.



Рис. 1. *Poa tristis* Trin.
Масштабная линейка — 5 мм.

Картирование различных сочетаний качественных признаков показало, что как на севере, так и на юге по этим 4 признакам *P. glauca* отличается очень большим полиморфизмом, однако некоторые особенности распределения состояний признаков все же наблюдаются (Олонова, 1993).

Исследование материалов из Скандинавии (откуда был описан вид) показало наличие довольно сильного полиморфизма: более часто, чем в Сибири и Средней Азии, встречаются особи мезоморфного облика, с широкими и плоскими листовыми пластинками, верхний узел нередко достигает трети стебля. В Сибири такие растения практически отсутствуют, уклонения бывают в основном в сторону большей ксероморфности.

Наши исследования подтвердили предположение Цвелёва (1964), что в Скандинавии практически отсутствуют формы, несущие опушение между жилками нижних цветковых чешуй. Встречаются лишь единичные особи (в основном на севере), у которых опушение между жилками нижних цветковых чешуй выражено крайне слабо, нередко лишь с одной стороны. На территории Сибири этот признак проявляется значительно чаще, опушение бывает ярко выраженным, хотя густота его нередко тоже варьирует. При этом в северной, арктической части ареала отмечается несколько бóльшая концентрация особей с опушенными чешуями, чем в горах Южной Сибири. Реже, судя по имеющимся материалам, встречаются они и в горах Средней Азии. Исследование варьирования опушения нижних цветковых чешуй между жилками в

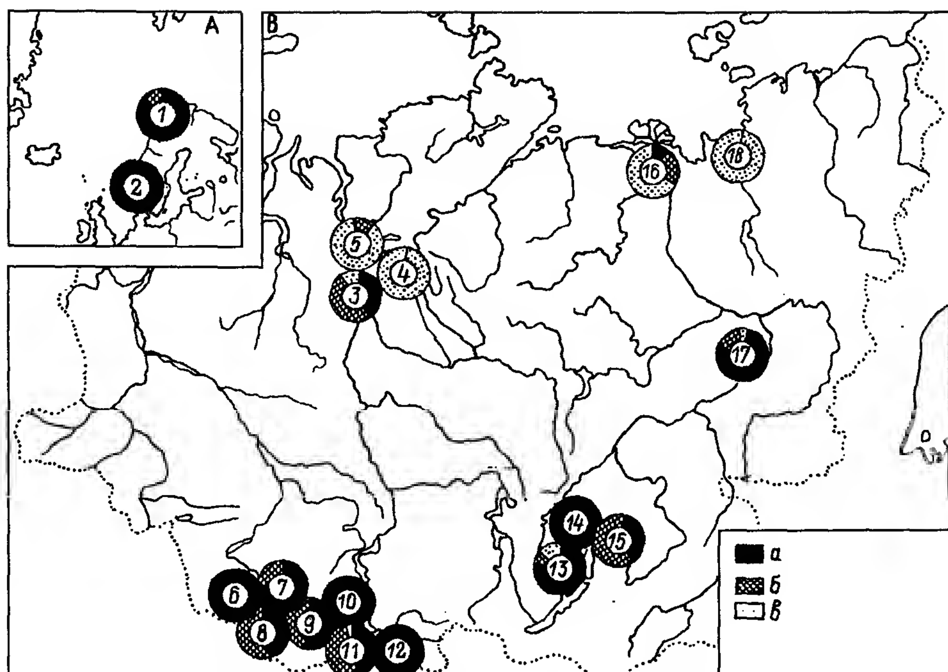


Рис. 2. Частота встречаемости форм *P. glauca* с различной поверхностью нижних цветковых чешуй в разных популяциях Скандинавии (А) и Сибири (В).

Поверхность: *а* — голая, *б* — слабо опушенная между жилками, *в* — густо опушенная между жилками. Популяции: *1* — Torne Lappmark, *2* — Harjadalen, *3* — окр. пос. Костино, *4* — оз. Някшннда, *5* — между Дудинкой и Ермиловскнм, *6* — верховья р. Уйкараташ, *7* — гора Бель (Сумультинский хр.), *8* — истоки р. Кадрин, *9* — истоки р. Мугур, *10* — Западный Саян, *11* — верховья р. Шоон-Хем, *12* — верховья р. Элегест, *13* — мыс Котельниковский, *14* — верховья р. Рель, *15* — Южно-Муйский хребет, *16* — окр. пос. Говорово, *17* — окр. Якутска, *18* — северная часть хребта Кулар.

отдельных популяциях показало, что 100 %-я встречаемость особей с опушенными между жилками чешуями отмечается только в арктической Сибири. В горах Южной Сибири опушение нижней цветковой чешуи между жилками в целом выражено слабее, в популяциях этот фен встречается реже. В некоторых популяциях этот признак не проявлялся вообще (рис. 2).

Что касается наличия характерного пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи, в Скандинавии форма с голым каллусом встречается едва ли не так же часто, как с пучком волосков. Приблизительно то же самое можно сказать о Сибири, как арктической, так и южной. В Средней Азии преобладает форма с голым каллусом, известная под названиями *P. litvinoviana*, *P. glauciculmis* Ovcz., *P. tremuloides* Ovcz. и др. (Цвелёв, 1968), однако встречаются особи и с нормально развитым пучком. Но и здесь не образуется устойчивых сочетаний с другими признаками. В отдельных популяциях этот признак также сильно варьирует, однако форма с голым каллусом нижней цветковой чешуи преобладает только в южносибирских популяциях (рис. 3).

Обращает на себя внимание обилие форм с опушенной осью колоска в Скандинавии (56 % опушенных особей, в то время как на остальной территории 17 %). Эта тенденция хорошо проявилась и при исследовании признака на популяционном уровне (рис. 3). Этот признак встречается достаточно редко. В той или иной степени опушенные оси колоска были зарегистрированы только в 5 популяциях — в обеих скандинавских (90 % и 100 %), в одной с севера Красноярского края (7 %) и из истоков р. Кадрин, Горный Алтай (7 %). Характер опушения оси колоска варьирует от густого и длинного до нескольких коротких волосков. Встречается ось колоска, покрытая мелкими шипиками, иногда шипики переходят в волоски. В Сибири (как

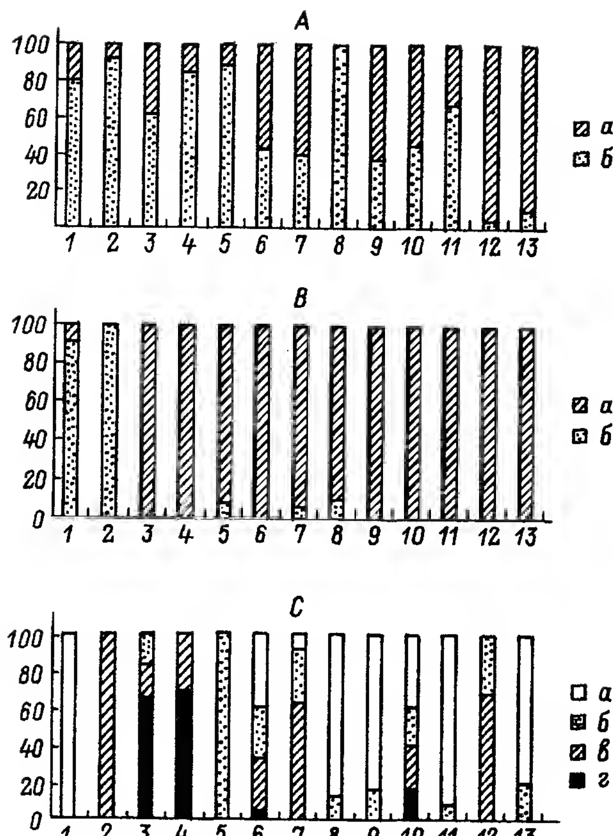


Рис. 3. Распределение качественных признаков в различных популяциях *P. glauca*.

А — пучок волосков на каллусе нижней цветковой чешуи: *а* — каллус голый, *б* — с пучком волосков. В — поверхность оси колоска: *а* — голая, *б* — опушенная. С — длина язычка: *а* — менее или равен 1 мм; *б* — более 1, но менее или равен 1.5 мм; *в* — более 1.5, но менее 2 мм; *г* — равен или более 2 мм. По оси ординат — соотношение различных морф в популяциях, %; по оси абсцисс — номера популяций. Популяции: *1* — Torne Lappmark, *2* — Harjadalen, *3* — Хайрынтаскыл, *4* — оз. Някшинда, *5* — между Дудинкой и Ермиловским, *6* — мыс Котельниковский, *7* — истоки р. Мугур, *8* — истоки р. Кадрин, *9* — верховья р. Шоои-Хем, *10* — Дюре (Средняя Азия), *11* — гора Бель (Сумультинский хр.), *12* — Чебдар, *13* — верховья р. Уйкараташ.

в южной, так и в арктической) особи с опушенной осью колоска встречаются значительное реже. Еще реже встречается этот фен в Средней Азии.

Длина язычка варьирует весьма беспорядочно, и чаще других встречается промежуточная форма (от 1 до 1.5 мм). Не выделяется ни одной области, где бы та или иная форма заметно преобладала. Изучение варьирования этого признака на популяционном уровне выявило большой размах варьирования этого признака, особенно на территории Южной Сибири. В скандинавских популяциях он оказался довольно стабильным (рис. 3).

Изучение распространения отдельных фенов и их сочетаний по ареалу показало, что все формы встречаются по всему ареалу вида, однако определенные тенденции в их распространении все же имеются. Так, при несомненном сходстве отдельных форм (наличии исходной формы) наблюдаются некоторые особенности морфологии вида в скандинавской части ареала, где значительно чаще встречаются мезоморфные формы и очень редко — фен опушения между жилками нижних цветковых чешуй. При этом сконцентрирован относительно редкий фен опушения оси колоска. Столь частую встречаемость этого довольно редкого фена в этой части ареала можно, по-видимому, объяснить влиянием *P. nemoralis*. Об этом также свидетельствует

обилие мезоморфных особей и переходных форм. Вместе с тем в горах Южной Сибири отмечено уклонение в сторону большей ксероморфности особей.

Результаты исследований с применением дискриминантного анализа данных указывают на внутривидовую дифференциацию *P. glauca* по совокупности 22 морфологических признаков и наличие на территории Евразии 3 эколого-географических рас этого вида (Олонова, 1998).

Исследования типового материала показывают, что *P. tristis* действительно, как отмечал Цвелёв (1976), представляют собой не совсем сформированные особи, но изо всех видов именно этот морфологически наиболее близок к исходной форме. Алтайские материалы, определенные П. Н. Крыловым, подтверждают, что он понимал под *P. tristis* именно эту исходную группу.

Проведенные исследования позволяют предполагать, что *P. glauca* в объеме, принимаемом большинством авторов, представляет собой гибридогенный комплекс, внутри которого можно выделить по меньшей мере 4 вида, соединенных между собой переходными формами. На современном этапе изучения нужно признать, что в горах Южной Сибири обитает *P. tristis*, представляющий собой, по-видимому, исходную для всего родства *P. glauca* форму. Этот вид также встречается в горах северной Скандинавии и, в далеком прошлом гибридизировав с *P. nemoralis*, дал, по-видимому, начало *P. glauca* s. str., которая обитает в северной Европе. Популяции этого вида морфологически приближаются к *P. nemoralis* и связаны с ним многочисленными переходными формами.

На севере Сибири обитает *P. bryophila*, по-видимому, представляющий собой гибрид между *P. tristis* и *P. arctica*, получивший от последней опушение между жилками нижних цветковых чешуй, которое закрепилось в условиях Арктики. С другой стороны, опушение у исходной формы может быть первичным, полученным от предка, принадлежавшего секции *Abbreviatae*. Предполагать эту возможность заставляет наличие в горах Южной Сибири форм с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями.

Кроме того, в горах Южной Сибири (в западной их части) и Средней Азии обитает *P. litvinoviana*, представляющий, по-видимому, гибрид исходной формы и видов комплекса *P. attenuata*. Это более ксероморфный вид, чаще всего без пучка характерных волосков на каллусе нижней цветковой чешуи, связан многочисленными переходными популяциями с другим крупным комплексом *P. attenuata*. *P. bryophila* и *P. litvinoviana* тесно связаны с *P. tristis* многочисленными переходными формами, поэтому дальнейшие исследования могут поставить под сомнение их видовой статус.

Помимо комплекса видов *P. tristis* на территории Сибири произрастает *P. altaica* — еще один вид родства *P. glauca*, представляющий собой, по-видимому, гибрид между исходной формой (*P. tristis*) и каким-то видом типовой подсекции секции *Stenopoa*, возможно из родства *P. versicolor* Bess. Судя по гербарным материалам, за *P. altaica* часто неверно принимают мезоморфные особи *P. tristis*, в то время как авторское описание и рисунок, помещенный в «Icones plantarum...» (Ledebour, 1831), ясно показывают, что *P. altaica* отличается от *P. tristis* s. l. и морфологически несколько приближается к *P. glauca*. В отличие от *P. tristis* s. l. у *P. altaica* мягкие плоские и длинные листья, длина пластинки которых превышает длину влагалища. Верхние узлы расположены в верхней части нижней трети стебля, скрытые влагалищами ниже расположенных листьев. Метелка более узкая и длинная, с более длинными, вверх направленными веточками, по форме приближающаяся к *P. caesia* и *P. balfourii*. При исследовании *P. altaica* оказался довольно полиморфным видом. Наблюдения показали, что в горах Алтая и Саян это обычное растение подгольцового пояса, произрастающее на выходах коренных пород у верхней границы леса и среди кустарниковой тундры. Что касается *P. evenkiensis* и *P. anadyrica*, то их следует, по-видимому, отнести к *P. tristis* в качестве синонимов.

Проведенные исследования позволяют предполагать, что *P. glauca* s. l. представляет собой гибридогенный комплекс, внутри которого можно выделить по меньшей мере 4 мелких вида, соединенных между собой переходными формами. На террито-

рии Сибири обитают *P. tristis*, *P. bryophila*, *P. litvinoviana*, *P. altaica*. *P. tristis*, по-видимому, представляет собой некоторый исходный для комплекса вид голарктического распространения, который впоследствии в результате гибридизации с *P. nemoralis* на территории Скандинавии стал исходным для *P. glauca* s. str., на севере Сибири (гибридизировав с *P. arctica*) — для *P. bryophila*, в горах Средней Азии (гибридизация с *P. attenuata*) — для *P. litvinoviana*, в горах Южной Сибири (гибридизация ее с *P. versicolor* или *P. nemoralis*) — для *P. altaica*. В горах Южной Сибири *P. tristis* имеет многочисленные переходные формы с ксероморфным азиатским комплексом *P. attenuata* s. l.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Р. Соренгу (США), Дж. Р. Эдмондсону, Дж. Мардсен и С. Кафферти (Великобритания) за фотокопии типовых материалов *P. glauca*, *P. caesia*, *P. balfourii*, а также кураторам гербариев Лунда (LD), Уппсалы (UPS) в Швеции и Бергена (BG) в Норвегии, любезно предоставившим во временное пользование обширные гербарные материалы по *P. glauca*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габриэлян Э. Ц. Критические заметки о некоторых кавказских видах рода *Poa* L. // Изв. АН Арм. ССР. 1961. Т. 4. № 8. С. 71—76.

Жукова П. Г. Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 9. С. 1320—1322.

Жукова П. Г., Петровский В. В., Плиева Т. В. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 1331—1342.

Крылов П. Н. Флора Алтая и Томской губернии. Томск, 1914. Т. 7. С. 1535—1815.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1928. Т. 2. С. 137—385.

Малышев Л. И. Определитель высокогорных растений Южной Сибири. Л., 1968. 284 с.

Олонова М. В. Феногеографическое изучение *Poa glauca* Vahl // Сибирский биол. журн. 1993. № 3. С. 70—74.

Олонова М. В. Морфологическая дифференциация *Poa glauca* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 89. № 9. С. 54—62.

Пазий В. К. Заметки о некоторых мятликах Средней Азии // Бот. матер. Гербария Ин-та ботаники АН УзбССР. 1962. Вып. 18. С. 18—42.

Пешкова Г. А. Семейство *Poaceae* или *Gramineae*, — Мятликовые или Злаки // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 69—139.

Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М., 1949. 303 с.

Пояркова Е. Н. Мятлики флоры Украинской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1965. 15 с.

Пробатова Н. С. Семейство мятликовые или злаки // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89—382.

Прокудин Ю. Н. Род *Poa* L. // Злаки Украины. Киев, 1977. С. 332—360.

Ревердатто В. В. Новые виды р. *Poa* L. из Красноярского края // Систематические заметки Гербария Томск. ун-та. 1936. № 8. С. 2—4.

Ревердатто В. В. Флора Красноярского края. Томск, 1964. Т. 2. 146 с.

Рожевиц Р. Ю. Мятлик — *Poa* L. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 366—426.

Рожевиц Р. Ю. Новые злаки, V // Бот. матер. Гербария БИН АН СССР. 1949. Т. 9. С. 18—31.

Сергиевская Л. П. *Poa* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1961. Т. 12. Ч. 1. С. 3102—3110.

Цвелёв Н. Н. *Poa* L. — мятлик // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 112—162.

Цвелёв Н. Н. Об эколого-географических расах в семействе злаков *Gramineae* и их таксономическом ранге // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 8. С. 1099—1108.

Цвелёв Н. Н. Растения Центральной Азии. Ленинград, 1968. Т. 4. 247 с.

Цвелёв Н. Н. Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974а. Т. 1. С. 117—368.

Цвелёв Н. Н. О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // Нов. сист. высш. раст. 1974б. Т. 11. С. 24—41.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
Boissier E. Flora orientalis. 1884. Vol. 5. 868 p.
Butters F. R., Abbe E. C. The genus *Poa* in Cook Country. Minnesota // Rhodora. 1947. Vol. 49. N 577. P. 1—20.
Edmondson J. R. Poa L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 159—167.
Flovic K. Cytological studies of arctic grasses // Hereditas. 1938. Vol. 24. N 2. P. 265—376.
Flovic K. Chromosome numbers and polyploidy within the flora of Spitzbergen // Hereditas. 1940. Vol. 26. N 3—4. P. 430—440.
Grisebach A. Gramineae // Ledebour, Flora Rossica. Stuttgartiae, 1853. Vol. 4. P. 324—484.
Grontved J. The Pteridophyta and spermatophyta of Iceland // The botany of Iceland. Copenhagen, London, 1942. Vol. 4. P. 1—428.
Hedberg O. Cyto-taxonomic studies in Scottish mountain plants, notary *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. s. lat. // Svensk. Bot. Tidskr. 1958. Vol. 52. N 1. P. 37—46.
Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München, 1906. B. 1. 402 p.
Hulten E. Flora of Alaska and Jucon. Lund, 1942. P. 195—223.
Hulten E. Flora of Aleuten Islands. New York, 1960. 378 p.
Icones plantarum sponte nascentium in regnis Daniae et Norvegiae et in ducatibus Slesvici Holsatiae et Oldenburgi. Flora danicae nomine insceriptum Havniae. 1792. 114 p.
Jirasek V. Zajimava odruda lipnice hajni (*Poa nemoralis* L.) v Karpatech // Veda prirod. 1934. Vol. 15. N 6—7. P. 207—208.
Jorgensen C. A., Sorensen T. H., Westergaard M. The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey // K. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Skrift. 1958. Vol. 9. N 4. P. 1—172.
Ledebour C. F. Icones plantarum novarum vel imperfecte cognitarum floram rossicam, imprimis altaicam illustrantes. 1831. Cl. 3. 103 p.
Löve A., Löve D. Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora // Acta Hortis. Goteburgensis, 1956. Vol. 20. N 4. P. 65—261.
Meusel H., Jager E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. 583 S. (Text); 285 S. (Karten).
Mosquin T., Haylay D. E. Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian arctic plants // Canad. J. Bot. 1966. Vol. 44. N 9. P. 1209—1218.
Palsson J. The *Poa glauca/nemoralis* complex in Iceland and its response to the enveronment // Symb. Bot. Upsaliensis. 1986. Vol. 27. N 2. P. 169—174.
Parnell R. Description of a new species of *Poa* // The annals and magazine of Natural History. London, 1842. Vol. 10. P. 121—124.
Polunin N. Circumpolar Arctic flora. Oxford, 1959. 514 p.
Porsild A. D., Cody W. J. Vascular plants of Continental Northwest Territories, Canada. Ottawa, 1980. 667 p.
Reichenbach L. Agrostographia Germanica sistens Icones graminearum quas in flora germanica recensuit. Leipzig, 1850. 200 p.
Smith J. E. Flora britanica. Londini, 1800. 105 p.
Soreng R. J. Poa L. // The vascular plants of British Columbia. Vancouver, 1994. Pt. 4. Monocotyledons. P. 129—257.
Trinius C. B. Gramineae // C. F. Ledebour. Flora Altaica. Berolini, 1829. Vol. 1. Cl. 1—2. 440 p.

SUMMARY

Poa glauca s. l. is a hybridogenic complex in which at least four species interconnected by transitional forms are distinguished. In Siberia *P. tristis*, *P. bryophila*, *P. litvinoviana* and *P. altaica* are registered. *P. tristis* is supposed to be a species with holarctic distribution, ancestral to this complex. Scandinavian *P. glauca* is a result of hybridization between *P. tristis* and *P. nemoralis*. North Siberian *P. bryophila* is a result of hybridization between *P. tristis* and *P. arctica*. In the mountains of Middle Asia *P. tristis* and xeromorphic Asian complex *P. attenuata* s. l. generated *P. litvinoviana*. In the mountains of South Siberia *P. tristis* and a species related to *P. versicolor* or *P. nemoralis* generated *P. altaica*. At present *P. tristis* in the mountains of South Siberia is connected with the xeromorphic Asian complex *P. attenuata* s. l. by numerous transitional forms.

УДК 581.9(470.1) : 581.527.7 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© Г. С. Шушпанникова

СИНАНТРОПНАЯ ФЛОРА ТАЕЖНЫХ И ТУНДРОВЫХ ТЕРРИТОРИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

G. S. SHUSHPANNIKOVA. THE SYNANTHROPIC FLORA OF TAIGA AND TUNDRA NORTH-EAST OF EUROPEAN RUSSIA

Сыктывкарский государственный университет
Поступила 24.06.1999

Изучен видовой состав фитоценозов антропогенных местообитаний в контурах 15 локальных флор, расположенных по трансекте с юго-запада на северо-восток. Зафиксирован 491 вид сосудистых растений, из них 289 апофитов и 202 антропофита. Выявлено, что на техногенных площадях в разных локальных флорах сосредоточено от 38 до 64 % общего видового состава. Большинство апофитов — бореальные виды. К воздействию антропогенных факторов наиболее устойчивы и способны к освоению нарушенных территорий корневищные многолетники (28—42 %), в основном лугового флороценотипа. Среди адвентивных почти половина и более относится к полизональным видам, большинство их стержнекорневые однолетники.
Ключевые слова: синантропная флора, тайга, тундра, Северо-Восток России.

Современная флора европейского Северо-Востока России развивается в условиях активной хозяйственной деятельности человека. Некоторые аспекты синантропизации, связанные с изменением флоры и растительности под влиянием антропогенных факторов на территории европейского Северо-Востока, представлены в работах О. А. Дружининой (1985, 1991), О. А. Дружининой, Е. Г. Мяло (1990), В. А. Мартыненко (1994). Некоторая часть собранных нами материалов была опубликована ранее (Акульшина, Шушпанникова и др., 1996).

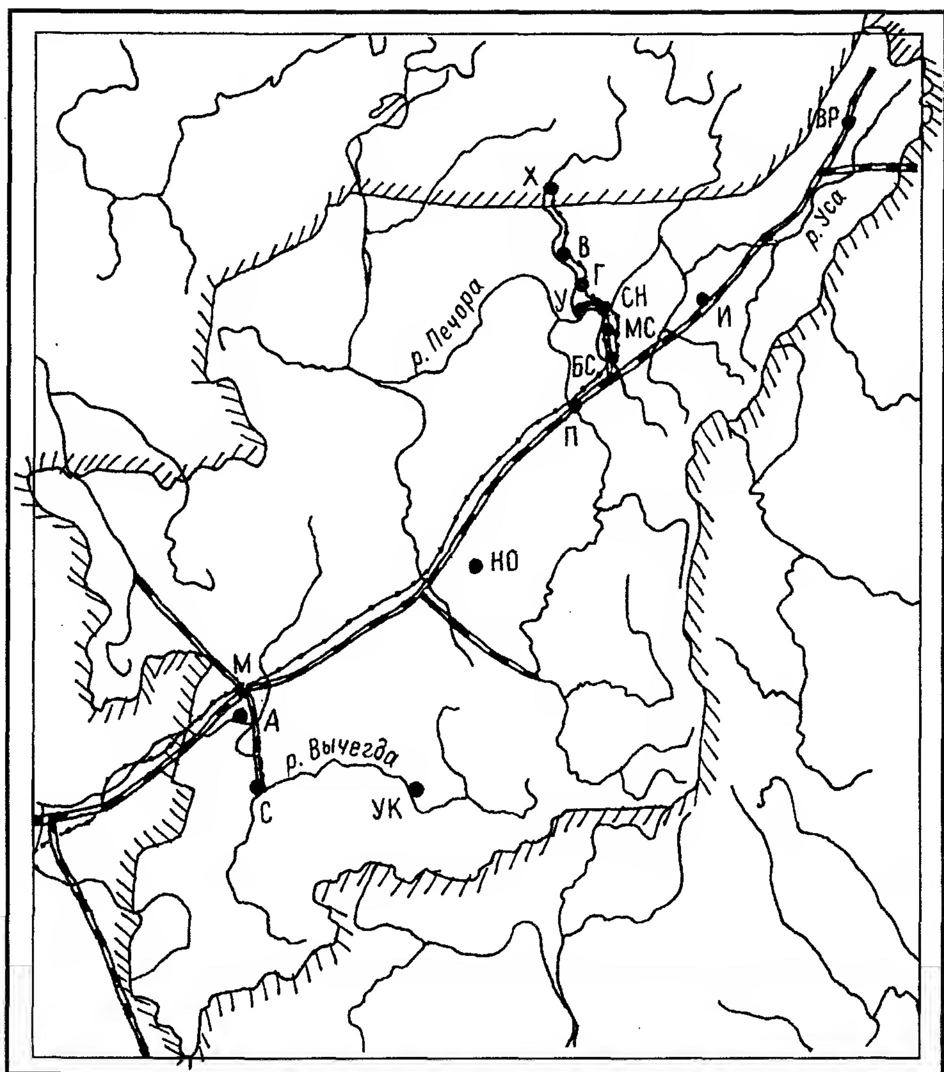
В данной статье приведены результаты многолетних исследований по изучению 15 парциальных флор антропогенных местообитаний (в пределах локальной флоры), расположенных по трансекте протяженностью 870 км с юго-запада на северо-восток вдоль Северной железной дороги и трассы магистрального нефтепровода от средней тайги до южной тундры (см. рисунок). Трансформированные флоры антропогенных местообитаний определены нами как синантропные (СФ). Исследования проводили по методу А. И. Толмачева (1931). Центрами СФ явились различные населенные пункты, различающиеся не только географическим положением, но и временем возникновения, степенью и характером антропогенных воздействий.

Зональное положение и характеристика населенных пунктов

Села — Айкино (62° 13′ с. ш. и 50° 00′ в. д.) и Усть-Кулом (61° 50′ с. ш. и 53° 50′ в. д.), города — Сыктывкар (61° 50′ с. ш. и 50° 50′ в. д.) и Микунь (62° 20′ с. ш. и 50° 09′ в. д.) расположены в бассейне среднего течения р. Вычегды, в подзоне средней тайги. Занимают Мезенско-Вычегодскую равнину, средние высоты колеблются в пределах 75—150 м над ур. м. На водоразделах преобладают чернично-зеленомошные и долгомошные еловые и березово-еловые леса, ближе к реке — сосновые, березовые и осиновые их производные. В пойме реки — разнотравно-злаковые луга и ивняки.

Старинные села Айкино и Усть-Кулом, возникшие в начале XVII в. (1608 и 1640 гг.), не имеют промышленных объектов, развито животноводческое мясо-молочное направление с картофелеводством и овощеводством. В селах и вокруг них много грунтовых и насыпных дорог, свалок и помоек, возле жилых домов — огороды, газоны, посадки деревьев и кустарников. В с. Усть-Кулом имеется аэропорт. Локальная флора с. Усть-Кулом изучена В. А. Мартыненко (1974), с. Айкино — Л. В. Позиянской (Акульшина, Шушпанникова и др., 1996).

Г. Сыктывкар (бывш. Усть-Сысола) возник в 1780 г. Крупный промышленный центр (развиты электроэнергетика, деревообрабатывающая, легкая и пищевая промышленность, транспорт). Г. Микунь, образованный в конце 1930-х гг. как железнодорожная станция, в 1959 г. приобретает статус города. Это крупный железнодорожно-транспортный узел с развитой лесозаготовительной и деревообрабатывающей промышленностью. Типы антропогенных местообитаний различны: бетонные, асфальтовые и другие покрытия, песчаные насыпи линейных сооружений, газоны, парки и иные искусственные насаждения, участки с частично нарушенной естественной растительностью и др.



Карта-схема расположения исследованных синантропных флор.

УК — Усть-Кулом, С — Сыктывкар, А — Айкино, М — Микунь, НО — Н. Одес, П — Печора, МС — М. Сыня, БС — Б. Сыня, СН — Сыня-Нырд, И — Инта, У — Усинск, Г — Головные, В — Возей, Х — Харьягинск, Вр — Воркута.

Пос. Нижний Одес (63° 40′ с. ш., 54° 50′ в. д.) (возник в 1964 г.) расположен в бассейне верхнего течения р. Ижмы, в подзоне севротаежных лесов вблизи границы со среднетаежной подзоной. Занимает пологоувалистую заболоченную равнину с высотами 60—100 м над ур. м., где преобладают кустарничково-зеленомошные и долгомошные еловые и березово-еловые леса. Поселок городского типа с развитой нефтедобывающей промышленностью. Типы антропогенных нарушений — песчаные насыпи линейных сооружений, асфальтовые и бетонные дороги, газоны, свалки.

Г. Печора (65° 10′ с. ш., 57° 50′ в. д.) расположен в бассейне р. Печоры, в подзоне северотаежных лесов с типичными для подзоны еловыми и березово-еловыми кустарничково-зеленомошными и долгомошными лесами. Возник в 1930—1940 гг. как железнодорожная станция, в 1949 г. получил статус города. Центр угледобывающей промышленности с развитой электроэнергетикой, машиностроением, деревообрабатывающей промышленностью и транспортом. Характерно наличие шахт и карьеров. В окрестностях города много грунтовых и насыпных дорог. В городе возле домов — газоны, много свалок и помоек.

Малая и Большая Сыня расположены в районах железнодорожных мостов через р. Уса, в подзоне северотаежных лесов. На водоразделах господствуют еловые и березово-еловые леса, в пойме — разнотравно-злаковые луга, чередующиеся с ивняками. Железнодорожная ветка Сыня-Усинск построена в начале

1980 г. Там же проходит ветка нефтепровода Возей—Уса—Ухта. Вблизи расположены насыпные вертолетные площадки. Антропогенное воздействие проявляется в виде эрозионных процессов вдоль нефтепровода и откосов железнодорожного полотна. В наиболее эрозионно опасных местах проведено залужение злаковыми травосмесями (*Festuca rubra* L., *Poa pratensis* L., *Phleum pratense* L.).

Г. Усинск (66° 00′ с. ш., 57° 50′ в. д.), пос. Головные (66° 30′ с. ш., 57° 25′ в. д.) и пос. Возей (66° 50′ с. ш., 57° 00′ в. д.) расположены в нижнем течении р. Колвы, в подзоне северной тайги. Рельеф представляет пологоувалистую равнину с высотами 60—100 м над ур. м. Господствуют разреженные еловые и березово-еловые леса. Эти 3 населенных пункта расположены с юга на север вдоль трассы магистрального нефтепровода Харьяга—Возей—Уса—Ухта и удалены друг от друга соответственно на 35—40 и 50—55 км. История г. Усинска начинается с 1963 г., когда было открыто Усинское нефтегазовое месторождение. Это крупный железнодорожный и транспортный узел. Поселки Головные и Возей (1978 г.) возникли позже. Основные типы нарушений связаны с добычей и транспортировкой нефти: строительство буровых, прокладка трубопроводов и других линейных сооружений, вырубка лесов, разливы нефти.

Д. Сыня-Нырд (66° 00′ с. ш., 58° 20′ в. д.) расположена в нижнем течении р. Усы при впадении в нее притока Б. Сыня, в подзоне северотаежных лесов. Господствуют разреженные еловые и березово-еловые леса. На высоком песчаном берегу р. Усы в районе деревни простирается крупный сосновый бор-беломошник. Деревня возникла в 1903 г. Вблизи деревни проходит нитка нефте- и газопровода, железная дорога, расположена вертолетная площадка.

Г. Инта (66° 00′ с. ш., 60° 10′ в. д.) расположен в бассейне нижнего течения р. Усы, в подзоне северотаежных лесов. Преобладают редкостойные еловые и березово-еловые леса. Возник в начале 1940-х гг. как рабочий поселок. Крупный центр угледобывающей промышленности с развитой электроэнергетикой, машиностроением и транспортом. Основные типы нарушений типичны для городских территорий; специфичными являются нарушения, связанные с угледобычей — шахты и карьеры.

Наиболее молодой пос. нефтяников Харьягинск (67° 09′ с. ш., 56° 21′ в. д.) находится севернее Возея на 60 км, в среднем течении р. Колвы при впадении в нее притока р. Харьяга, в подзоне лесотундры. Рельеф плоскохолмистый с высотами 50—100 м над ур. м. Преобладают ивняково-крупноерниковые кустарничково-зеленомошные тундры в сочетании с плоскобугристыми болотами. Основные типы антропогенных нарушений аналогичны нарушениям, происходящим в г. Усинске, пос. Головные и Возей в результате добычи и транспорта нефти. Изучение флоры и растительности Харьягинска проводилось совместно с Т. В. Новаковской (1999).

Г. Воркута (67° 30′ с. ш., 64° 00′ в. д.) расположен в верхнем течении р. Усы, в подзоне южных крупноерниковых тундр. Рельеф представляет собой всхолмленную равнину с высотами 100—200 м над ур. м. Наиболее распространены различные варианты ерниковых, ивняковых и кустарничковых тундр. Возник на базе нескольких поселков в 1943 г., первый из которых образовался в 1932 г. как лагерное поселение. Крупный железнодорожно-транспортный узел, центр угледобывающей промышленности. Локальная флора Воркуты изучена О. В. Ребристой (1977). Сведения об антропофитной флоре приводятся в работах Е. В. Дорогостайской (1963, 1968, 1972), А. Н. Кулиева, В. В. Морозова (1991). Типы антропогенных местообитаний выделены для окр. г. Воркуты О. А. Дружининой (1983): бетонные, асфальтовые и иные искусственные покрытия; песчаные насыпи линейных сооружений и отсыпки промплощадок; развеваемые пески и супеси с уничтоженным растительным покровом; торфяные поля с уничтоженной растительностью; участки с естественной растительностью, частично нарушенные транспортными средствами; газоны и иные искусственные насаждения.

Анализ синантропных флор

Флористическое богатство. В обследованных нами 15 СФ выявлен 491 вид сосудистых растений из 67 семейств. Флористическое богатство уменьшается в СФ, как и в локальных, вдоль зонального градиента с юга на север (табл. 1). При этом в 4 более южных СФ (подзона средней тайги) нами встречено 363 вида из 60 семейств. В. А. Мартыненко (1994) на антропогенных местообитаниях в данной подзоне отмечено 378 видов сосудистых растений из 66 семейств. На антропогенных местообитаниях в 9 локальных флорах северотаежной подзоны сосредоточено 202 вида из 59 семейств; в лесотундровой флоре Харьягинска — 146 из 31 и во флоре Воркуты подзоны южных крупноерниковых тундр — 182 из 38. Среди флор тундровой зоны СФ Воркуты наиболее богатая во флористическом отношении (Дружинина, Мяло, 1990).

В зональном распределении видов важен такой фактор, как продолжительность хозяйственного освоения территории. Так, флора Харьягинска является наиболее молодой в плане освоения и наиболее обедненной во флористическом отношении (табл. 1). Показателем степени антропогенной нагрузки флоры является индекс синантропизации (доля синантропных видов, выраженная в процентах, от общего числа видов во флоре), который изменяется в СФ от 38.4 до 67.1 %, причем наиболее

ТАБЛИЦА 1

Показатели флористического богатства в синантропных флорах европейского Северо-Востока

Синантропная флора	Период освоения, лет	Число				Индекс	
		видов	семейств	апофитов	антропофитов	синантропизации, %	антропофитизации, %
Подзона средней тайги							
Усть-Кулом	389	210	38	118	92	48.4	43.8
Сыктывкар	210	293	49	156	137	46.0	46.8
Айкино	391	181	38	123	58	49.3	32.0
Микунь	59	188	37	111	77	55.1	41.0
Подзона северной тайги							
Нижний Одес	35	159	34	117	42	40.8	26.4
Печора	69	158	34	134	24	38.0	15.2
Малая Сыня	19	156	33	136	20	47.3	12.8
Большая Сыня	19	171	35	144	28	50.0	16.4
Сыня-Нырд	66	180	34	146	34	48.6	18.9
Инта	59	216	38	164	52	67.1	24.1
Усинск	36	205	37	156	49	58.2	23.9
Головные	29	195	36	156	39	55.9	20.1
Возей	21	189	36	155	34	58.2	18.0
Подзона лесотундры							
Харьягинск	15	146	31	132	14	53.6	9.5
Подзона южных тундр							
Воркута	67	182	38	150	32	64.3	17.6

высокий индекс характерен для северных СФ (Воркута, Возей, Инта, Усинск), где наблюдается более интенсивное антропогенное воздействие.

Главная роль в зарастании нарушенных участков принадлежит местным видам — апофитам (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Poa pratensis* L., *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Equisetum arvense* L. и др.). Антропофиты в большинстве своем не играют заметной ценотической роли: они встречаются единичными экземплярами или рассеянно среди местных видов растений. Лишь некоторые из заносных видов (*Melilotus albus* Medik, *M. officinalis* (L.) Pall., *Tripleurospermum perforatum* (Mérat) M. Lainz) доминируют в растительном покрове техногенных участков. В сводке И. А. Перфильева (1934, 1936) для всего Северного края Европейской России приводилось 58 адвентивных видов. К 1990 г. во всей таежной зоне Республики Коми их насчитывалось 120 (Мартыненко, 1990). К настоящему времени в таежной и тундровой зонах европейского Северо-Востока России нами отмечено 202 адвентивных вида. Число антропофитов возрастает в СФ по трансекте с севера на юг с некоторой поправкой на временной фактор антропогенного воздействия и его интенсивность. Соответственно этому индекс антропофитизации (доля антропофитов, выраженных в процентах, от общего числа синантропных видов) изменяется от 32.0 до 46.8 % в среднетаежных флорах, от 15.2 до 26.4 % в северотаежных, до 9.5 % в лесотундровой флоре Харьягинска, 17.6 % в самой северной флоре Воркуты. Всего в 4 СФ среднетаежной подзоны отмечен 171 вид (В. А. Мартыненко (1994) для данной подзоны указано 133 вида), в 9 СФ северотаежной подзоны — 89 видов, во флоре Харьягинска (лесотундра) — 14, во флоре Воркуты (южная крупноерниковая тундра) — 32 вида.

Систематическая структура. На антропогенных местообитаниях во всех исследованных флорах по числу видов преобладают сем. *Asteraceae* и *Poaceae* (табл. 2), притом в большинстве случаев с весьма значительным отрывом от семейств, занимающих 3-е место. Положение других семейств, входящих в десятку ведущих, заметно изменяется. Среди апофитов наибольшее число видов в сем. *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, среди антропофитов — *Asteraceae* и *Brassicaceae*. Близкое или одинаковое соотношение этих 2 фракций СФ имеет место в сем. *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae*. Преобладание заносных видов отмечено в сем. *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae* и, наоборот, только апофитами представлены сем. *Cyperaceae*, *Equisetaceae*, *Ericaceae*, *Juncaceae*. Во всех СФ, по сравнению с соответствующими локальными, увеличена доля видов десяти ведущих семейств.

Географическая структура. Географический анализ показал преобладание в СФ, как и в локальных, видов бореальной широтной группы (табл. 3). 2-е место по численности занимают полизональные виды с наибольшим числом их в более южных СФ (Усть-Кулом, Сыктывкар, Айкино, Микунь). Группа видов арктической и гипоарктической фракций значительно уступает бореальной и полизональной. Число их в СФ возрастает с юга на север. В обратном направлении (с севера на юг) увеличивается число видов южных групп (неморальной, лесостепной, степной).

Соотношение зональных групп растений в адвентивной фракции СФ другое. Около половины антропофитов — полизональные виды, на 2-м месте — бореальные и далее в небольшом числе виды, занесенные на север из южных безлесных областей России (*Centaurea pseudomaculosa* Dobrocz., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Senecio jacobaea* L. и др.).

Общими для всех исследованных СФ являются 45 видов, из них 36 — апофиты бореальной природы (*Equisetum palustre* Ehrh., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Festuca ovina* L. и др.). Наибольшее число специфических видов отмечено в СФ Сыктывкара (68 видов), большинство из них — антропофиты полизональной группы (*Hordeum jubatum* L., *Bromus arvensis* L., *Medicago falcata* L. и др.). Специфичных видов в других СФ среднетаежной подзоны немного, но и среди них преобладают антропофиты полизональной группы: СФ Усть-Кулома — 11 видов (*Silene dichotoma* Ehrh., *Fragaria magna* Thuill. и др.), Микуни — 8 (*Armoracia rusticana* Gaertn., *Raphanus sativus* L., *Conyza canadensis* (L.) Cronq. и др.), Айкино — 1 вид (*Humulus lupulus* L.). В СФ Н. Одеса среди специфичных (7 видов) большинство — апофиты бореальной природы (*Agrostis clavata* Trin., *Juncus articulatus* L., *Euphrasia hirtella* Jord. ex Reut.). В северных СФ (Инта, Возей, Харьягинск, Воркута) специфичное ядро, наиболее многочисленное в СФ Воркуты (36 видов), составляют апофиты арктической и гипоарктической фракций (*Alopecurus alpinus* Smith, *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Calamagrostis holmii* Lange).

Анализ распределения видов по долготным географическим группам показывает высокое сходство СФ как в пределах подзон, так и между собой (табл. 3). Во всех исследованных СФ преобладают виды с евразиатским и циркумполярным распространением при большем участии в большинстве СФ первых. Только в СФ Харьягинска и Воркуты наблюдается увеличение доли циркумполярных видов (44.5—44.7 %) при незначительном снижении доли евразиатских (38.2—41.1 %). Участие европейских и азиатских видов в сложении антропогенной растительности невелико. Доля европейских видов незначительно уменьшается по трансекте с юго-запада на северо-восток, но сохраняется преобладающая роль европейских видов над азиатскими во всех СФ.

Эколого-биоморфологический и ценотический анализ. Анализ видового состава растений по основным жизненным формам выявил заметное разнообразие видов травянистых растений (табл. 4), причем среди апофитов преобладают многолетники, а среди антропофитов — одно-, двулетники. Участие в синантропных сообществах многолетних трав возрастает с юга на север (от 52.7—57.9 % в СФ Сыктывкара и Усть-Кулома, до 67.0—73.5 % в СФ Харьягинска и Воркуты), среди которых преобладают корневищные. Доля одно-, двулетников зависит не только

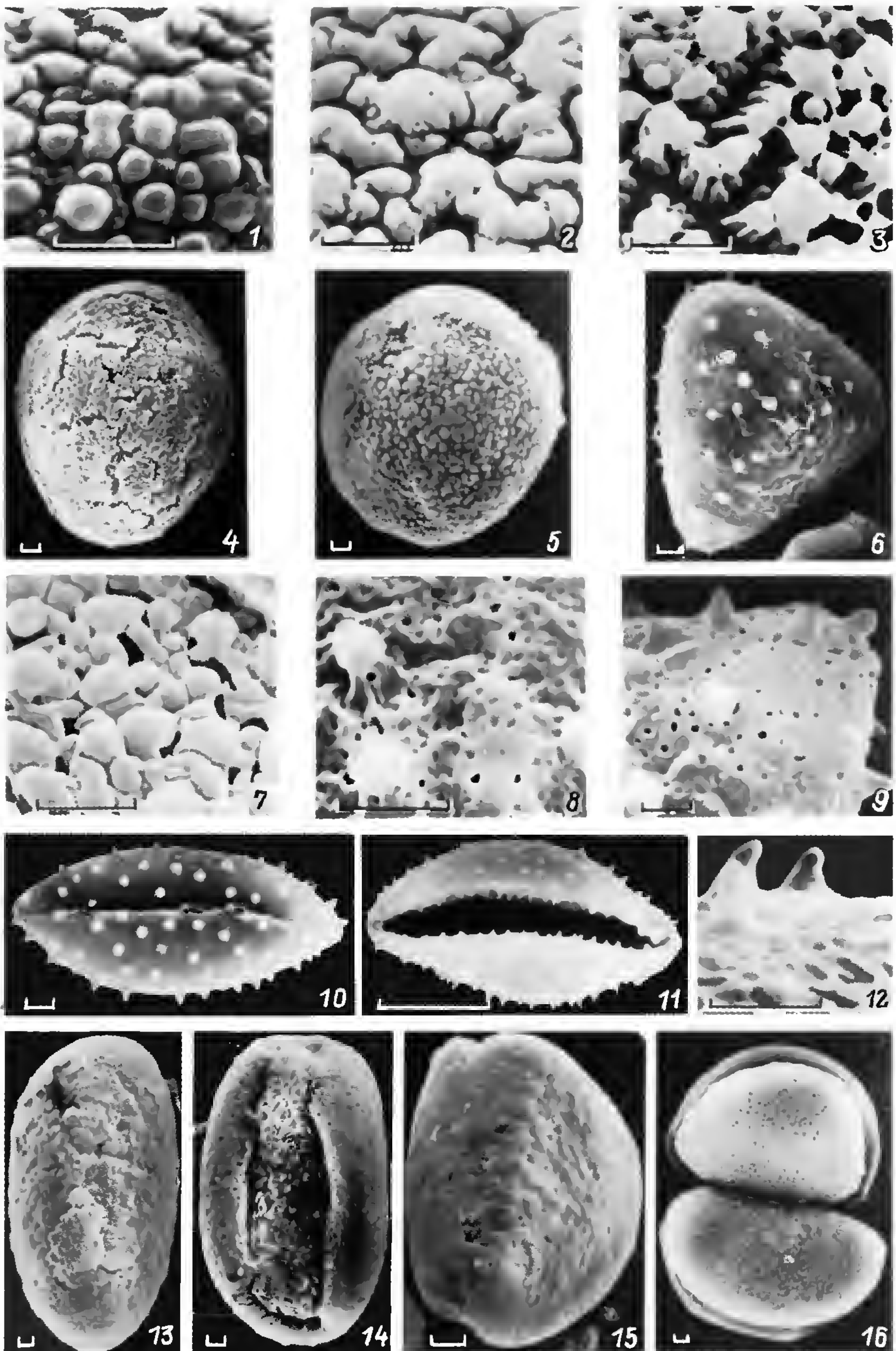


Таблица I. Поверхность экзины и общий вид пыльцевых зерен родов *Aspidistra*, *Astelia*, *Cohnia*, *Cordyline*.

1 — *Aspidistra elatior*; *2, 3* — *A. fimbriata*; *4, 5, 7* — *A. hainanensis*; *6, 8—10* — *Astelia nervosa*; *11, 12* — *A. cunninghamii*; *13, 14* — *Cohnia neocaledonica*; *15* — *Cordyline dracaenoides*; *16* — *C. stricta*. *1—3, 7* — бугорчатая (areolate) экзина; *4, 5* — безапертурные пыльцевые зерна; *6* — проксимальная поверхность пыльцевого зерна с 3-лучевой апертурой; *8, 9, 12* — перфорированно-шиповатая поверхность экзины; *13—15* — однобороздные пыльцевые зерна; *16* — диада. Масштабная линейка — 2.5 мкм.

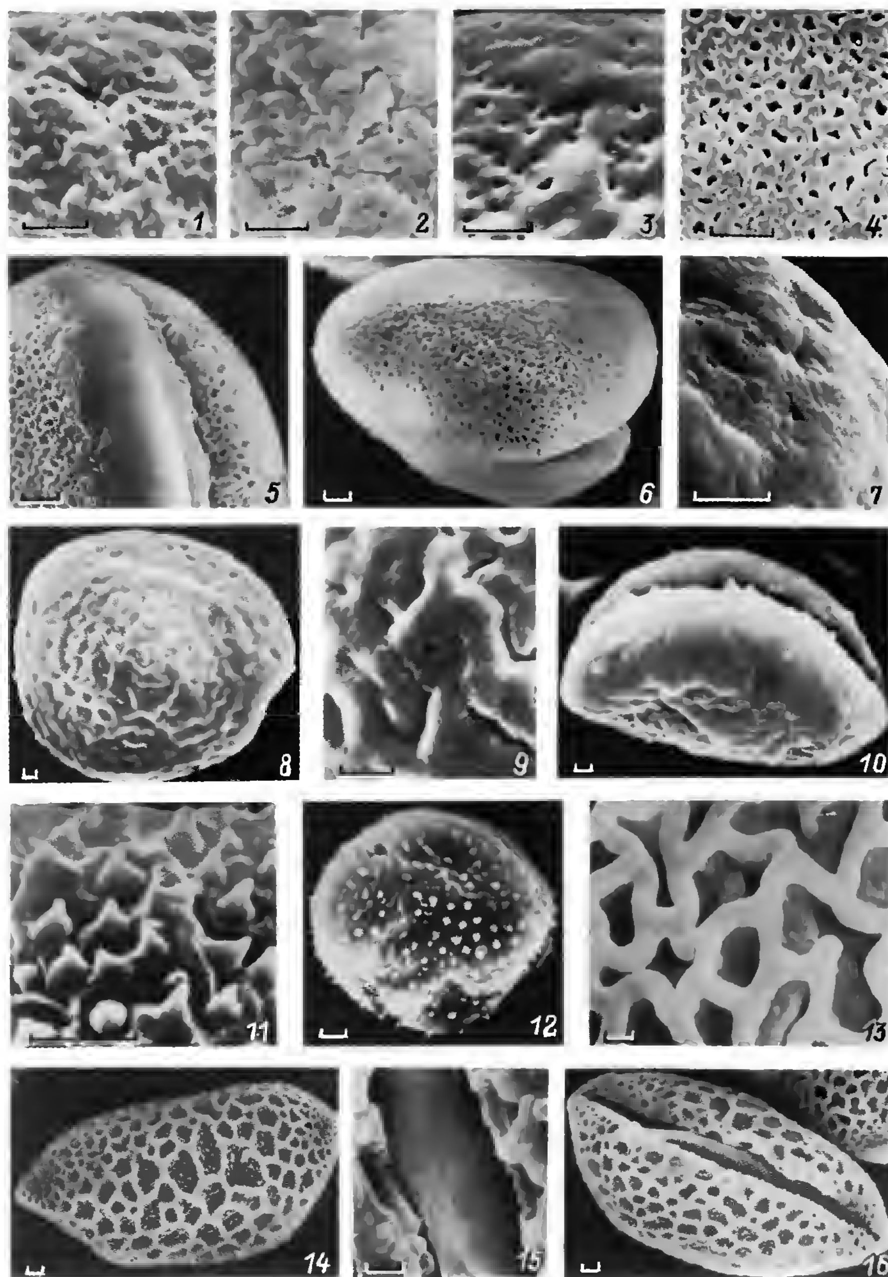


Таблица II. Поверхность экзины и общий вид пыльцевых зерен родов *Cohnia*, *Cordyline*, *Dracaena*, *Hanguana* и *Hemerocallis*.

1 — *Cohnia neocaledonica*; *2* — *Cordyline australis*; *3* — *C. dracaenoides*; *4—6* — *C. stricta*; *7* — *Dracaena elliptica*; *8—10* — *D. fragrans*; *11, 12* — *Hanguana malayana*; *13* — *Hemerocallis calathina*; *14—16* — *H. fulva*. *1, 3, 7* — перфорированная поверхность; *2, 9* — перфорированно-складчатая поверхность; *4* — мелкосетчатая экзина; *5, 15* — часть пыльцевого зерна с гладкой бороздной мембраной; *6, 8, 10* — однобороздные пыльцевые зерна; *11* — шиповатая поверхность; *12* — безапертурное пыльцевое зерно; *13* — крупносетчатая поверхность, дно ячей гладкое или с редкими бугорками. Масштабная линейка: *1—13* — 2.5 мкм; *14—16* — 5 мкм.

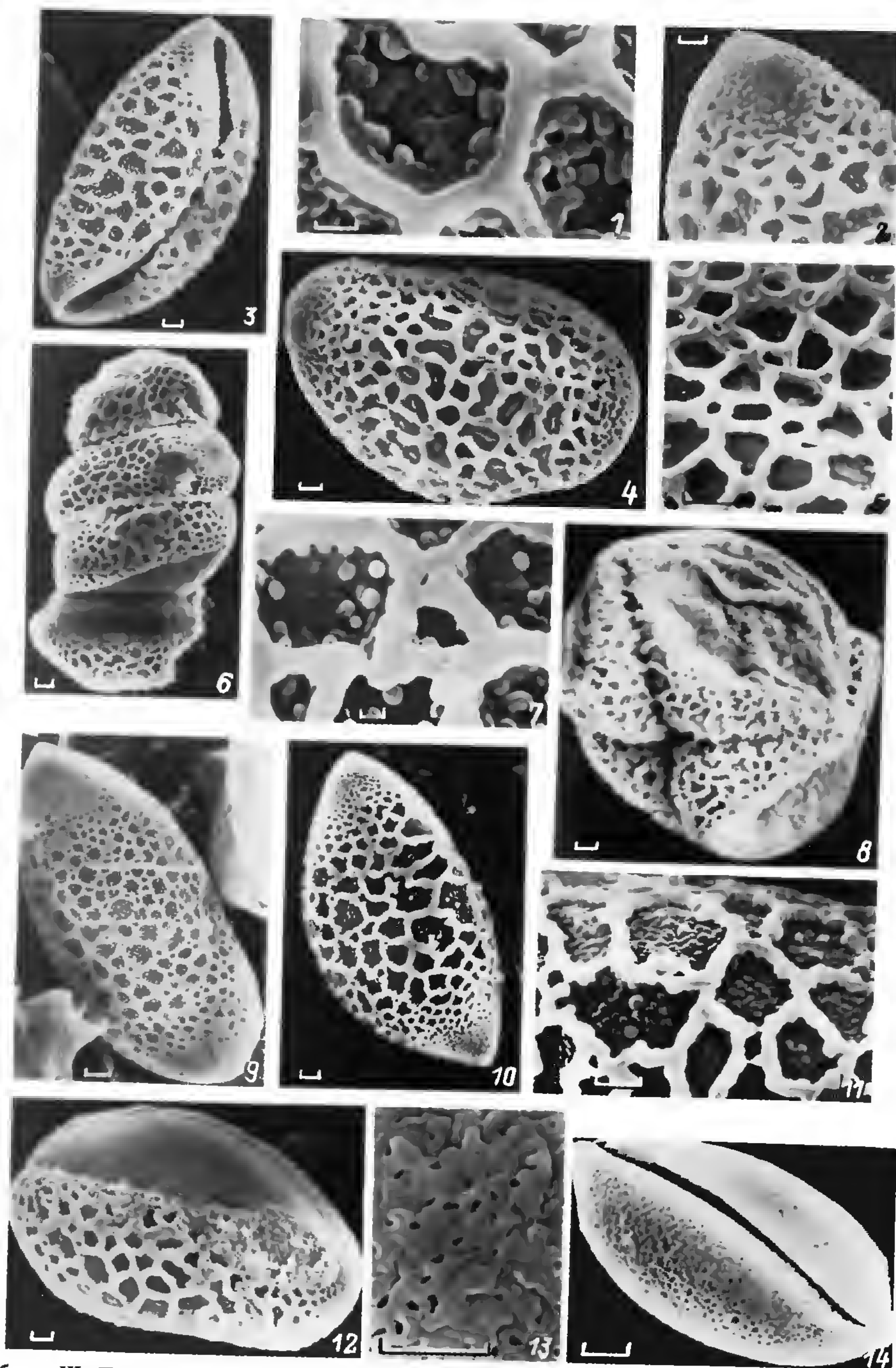


Таблица III. Поверхность экзины и общий вид пыльцевых зерен родов *Hemerocallis* и *Herreria*.

1—3 — *Hemerocallis fulva*; *4, 5, 6, 12* — *H. graminea*; *7—9* — *H. middendorfii*; *10, 11* — *H. minor*; *13, 14* — *Herreria montovidensis*. *1, 7, 11* — крупносетчатая экзина со сплошными стенками ячей; *2* — часть пыльцевого зерна с бугорчатой экзиной на конце; *3, 4, 9, 10, 12, 14* — дистально-однобороздные пыльцевые зерна; *5* — сетчатая экзина со сплошными стенками ячей; *6* — линейная тетрада; *8* — квадратная тетрада; *13* — сетчатая экзина с извилистыми стенками ячей. Масштабная линейка: *1, 5, 7, 13* — 2.5 мкм; *2—4, 6, 8—12, 14* — 5.0 мкм.

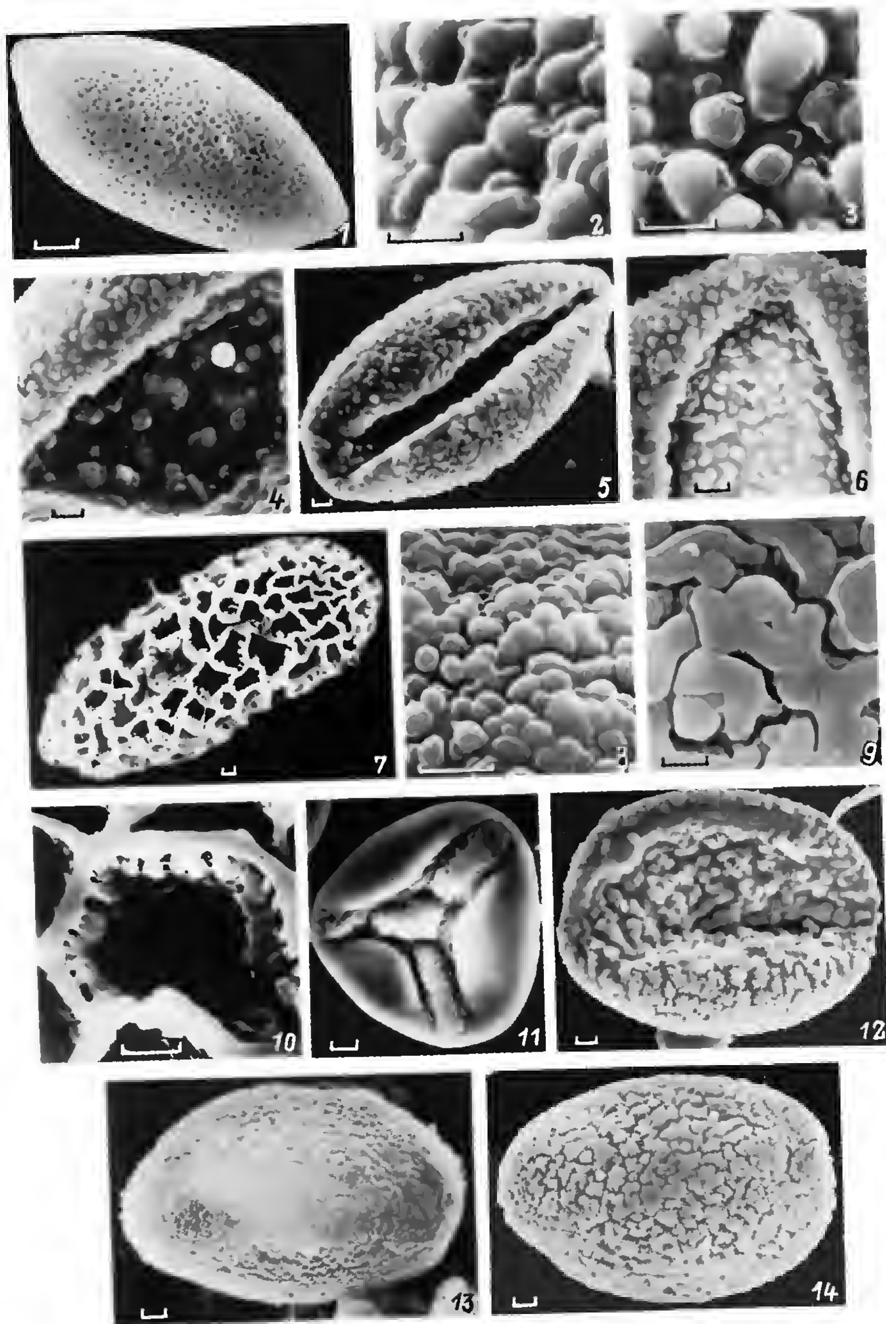


Таблица IV. Поверхность экзины и пыльцевые зерна родов *Herreria*, *Hosta* и *Ixiolirion*.

1 — *Herreria montovidensis*; *2* — *Hosta albo-marginata*; *3—5* — *H. crispula*; *6* — *H. minor*; *7, 10* — *H. plantaginea*; *8, 12, 14* — *H. ventricosa*; *9, 13* — *H. undulata*; *11* — *I. montanum*. *1, 5, 7, 12—14* — дистально-1-пыльцевые зерна; *4, 6* — часть пыльцевых зерен с бороздой в центре; *10* — крупносетчатая экзина со сплошными стенками ячей; *11* — пыльцевое зерно с дистальной 3-лучевой апертурой. Масштабная линейка: *1, 4—8, 10—14* — 5.0 мкм; *2, 3, 9* — 2.5 мкм.

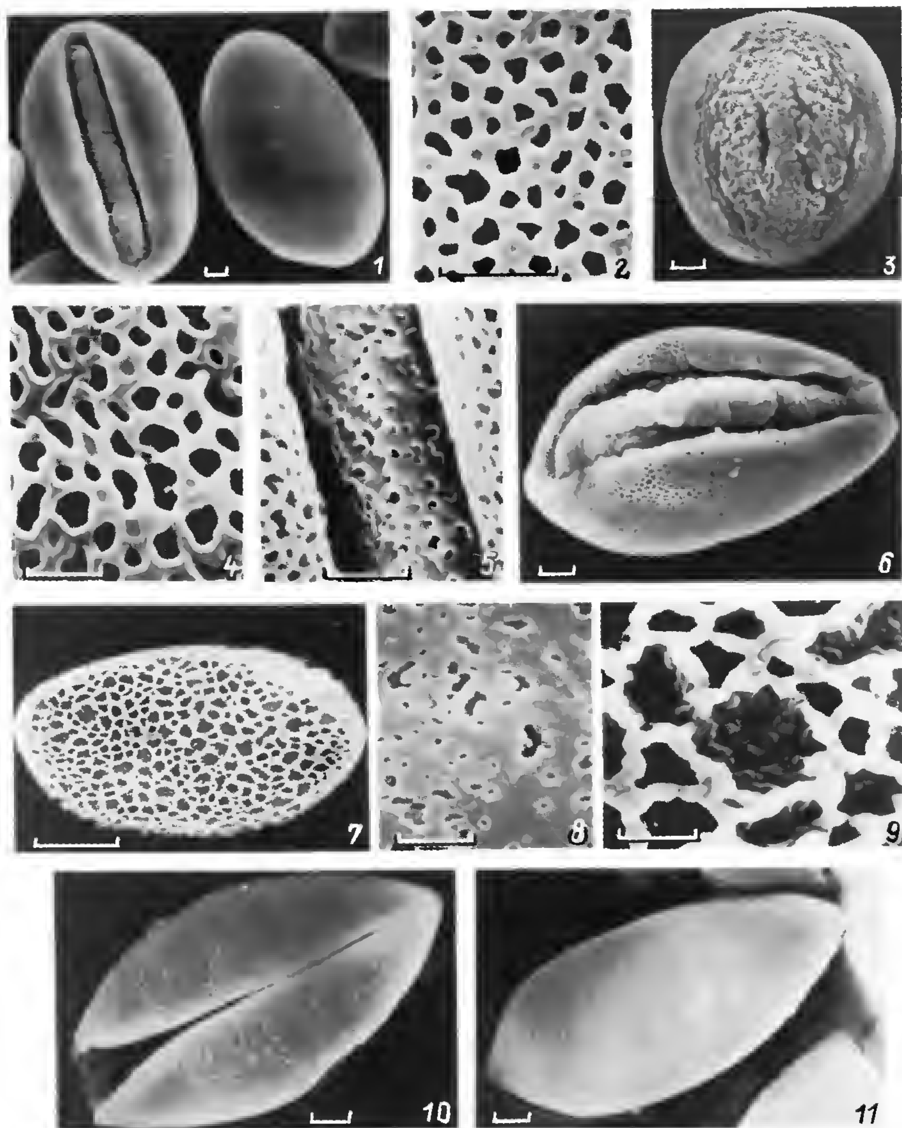


Таблица V. Пыльцевые зерна и поверхность экзины родов *Ixiolirion*, *Leucocrinum* и *Sansevieria*.

1, 2 — I. montanum; *3—6 — I. tataricum*; *7, 9 — L. montanum*; *8—10 — S. carnea*. *1, 3, 6, 7, 10, 11* — дистально-1-бороздные пыльцевые зерна; *2, 4* — мелкосетчатая поверхность; *5* — часть поверхности пыльцевого зерна, в центре борозда с оперкулумом; *8* — перфорированная поверхность; *9* — сетчатая поверхность. Масштабная линейка: *1, 3, 6, 7, 9—11* — 5.0 мкм; *2, 4, 5, 8* — 2.5 мкм.

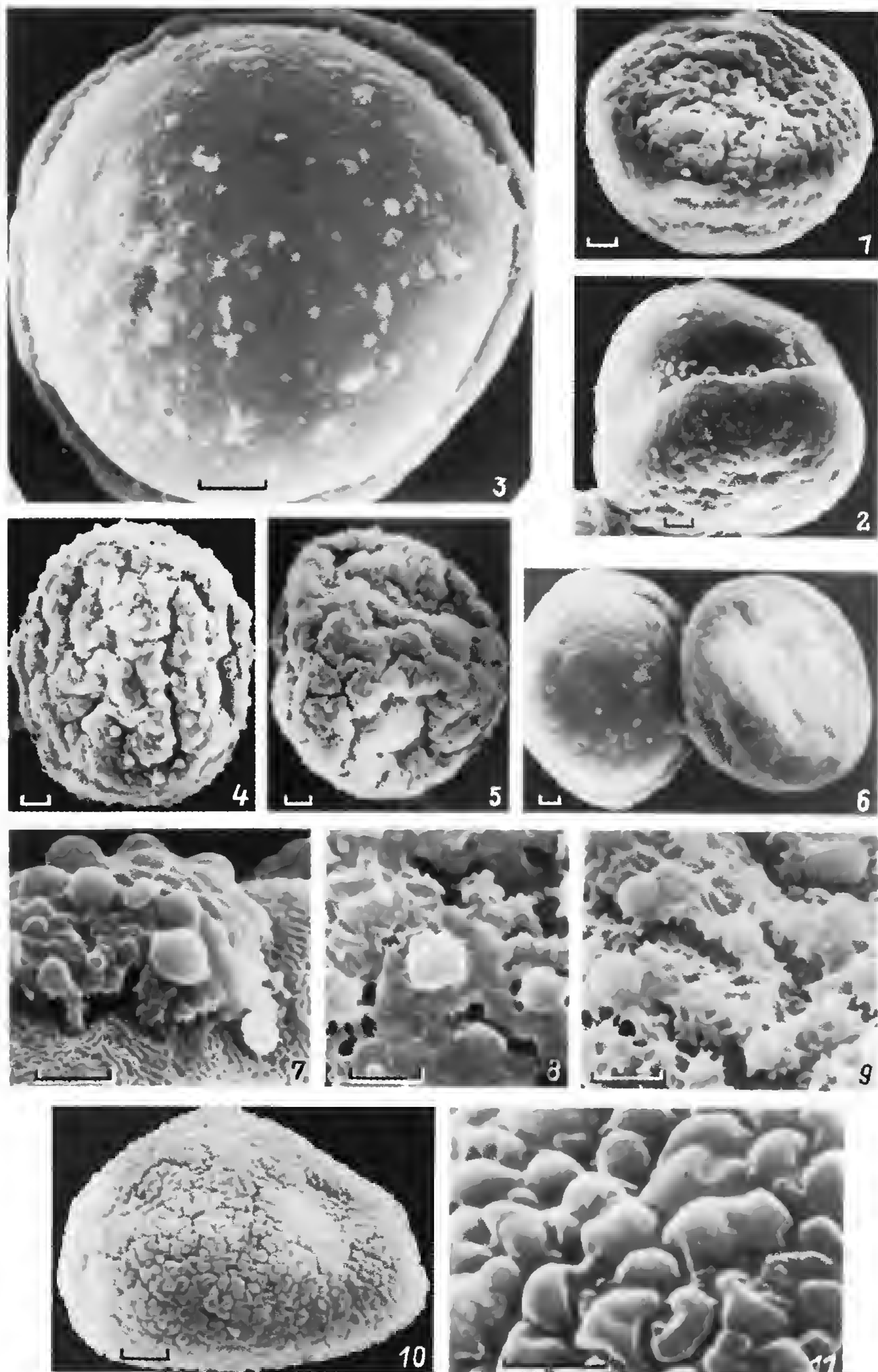


Таблица VI. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов *Sansevieria* и *Tupistra*.

1—3, 6 — *S. cylindrica*; *4, 8, 9* — *T. macrostigma*; *5, 7* — *T. grandistigma*; *10, 11* — *T. squalida*. *1—3, 6* — 1-бороздные пыльцевые зерна; *4, 5, 10* — безапертурные пыльцевые зерна; *7* — часть поверхности пыльцевого зерна, видна перфорированно-складчатая эндэкзина; *8, 9* — бородавчато-перфорированная поверхность; *11* — бугорчатая поверхность. Масштабная линейка: *1—6, 10* — 5.0 мкм; *7—9, 11* — 2.5 мкм.

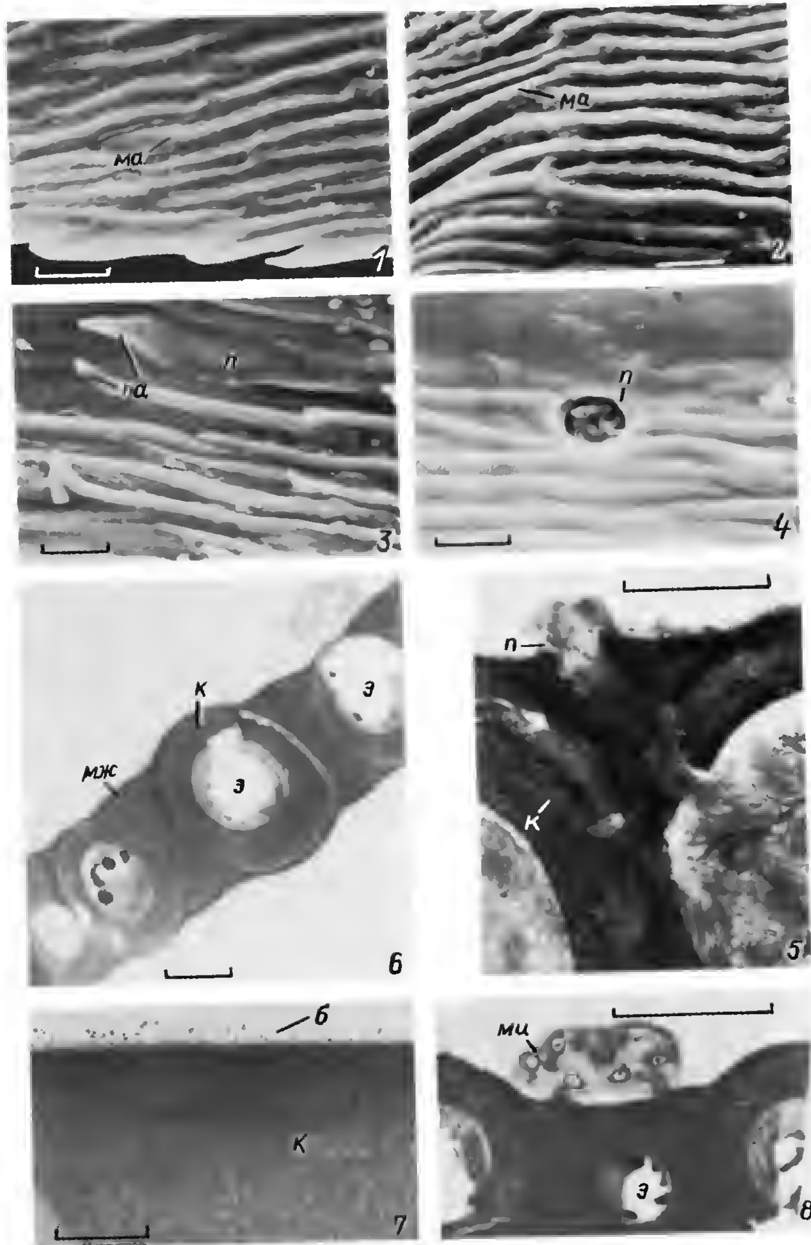


Таблица I. Поверхиость листа *Hylocomium splendens*.

1—4 — внутреняя поверхиость стеблевого листа: *1* — однолетнего, *2* — двухлетнего, *3* — трехлетнего (папиллы, пора),
4 — то же, пора. *5—8* — фрагменты поперечного среза листа: *5* — пора, *6* — общий вид клеток, *7* — бахрома на
поверхности клеточной стенки, *8* — микроорганизмы на поверхности клеток. *б* — бахрома, *к* — клеточная стенка; *ма* —
мамиллозность, *мж* — межклеточная перемычка, *ми* — мнкроорганизмы, *п* — пора, *па* — папилла, *э* — электронно-про-
зрачное включение. Масштабная линейка: *1—3* — 10 мкм; *6* — 2 мкм; *4, 5* — 1 мкм; *7, 8* — 0.5 мкм.

К с. 59

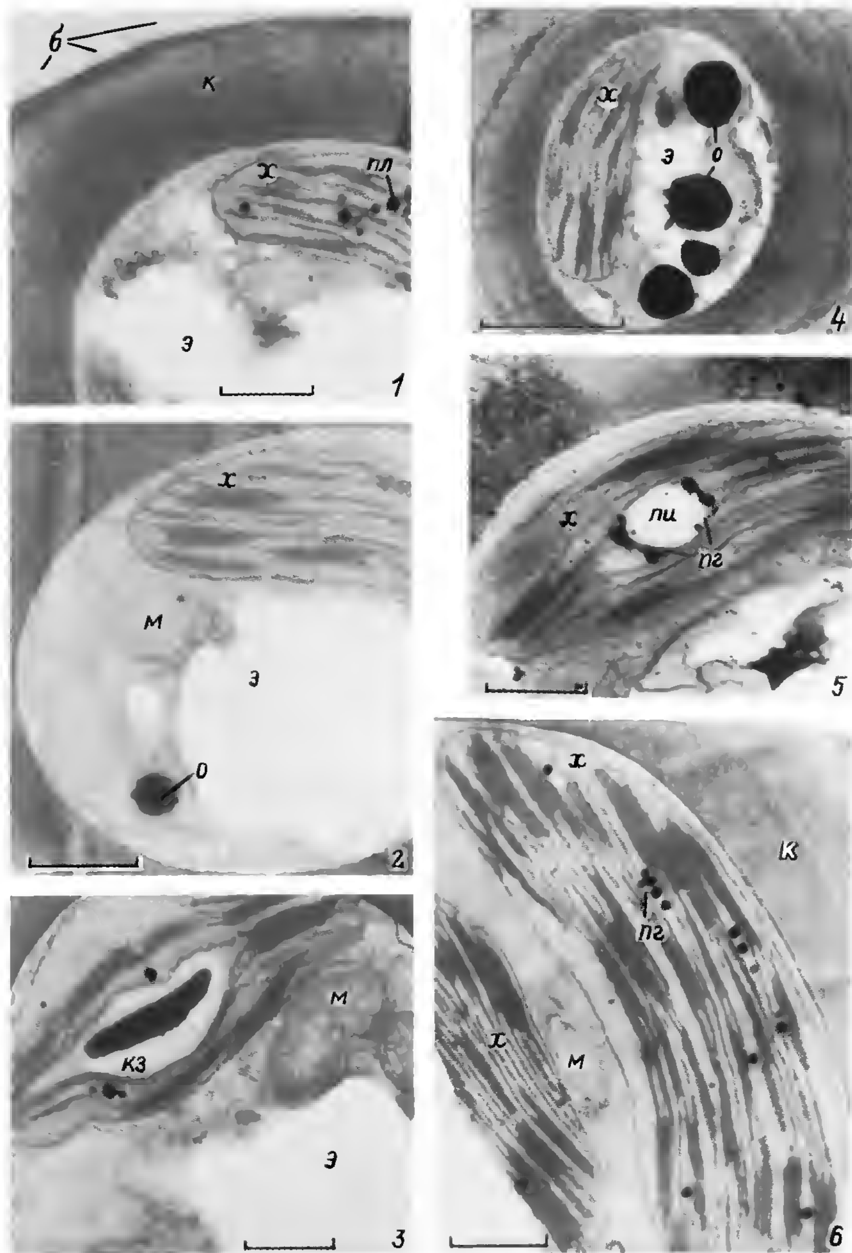


Таблица II. Фрагменты клеток листа *Hylocomium splendens*.

1, *2* — цитоплазма с хлоропластами, митохондриями, электронно-прозрачными включениями; *3* — хлоропласт с крахмалом; *4* — осмиофильные глобулы в цитоплазме; *5* — хлоропласт с пиреноидом (?) и осмиофильными пластоглобулами; *6* — хлоропласты клеток из ТП 7; *кз* — крахмальное зерно, *м* — митохондрия, *о* — осмиофильная глобула, *пг* — пластоглобула, *пи* — пиреноид, *х* — хлоропласт. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка: *1—3* — 2 мкм, *4—6* — 1 мкм.

ТАБЛИЦА 2

Место ведущих по числу видов семейств в нисходящем ряду по числу видов в синантропных флорах европейского Северо-Востока

Семейства	УК	С	А	М	НО	П	МС	БС	СН	И	У	Г	В	Х	Вр
Asteraceae	1	2	1	1	2—3	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2
Poaceae	2	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
Brassicaceae	3—4	3	4	3—5	4	7—8	9—10	8—9	7—8	4	3—4	4	4—6	9—10	3
Rosaceae	3—4	8—9	5	3—5	—	4	5	4—5	4—5	5—6	5	5	4—6	6—8	4
Cyperaceae	5	8—9	3	—	2—3	3	3	3	3	3	3—4	3	3	3	5—6
Caryophyllaceae	6	4	6—7	6	8—10	7—8	6	6—7	6	5—6	6—7	7	8	5	7—9
Polygonaceae	7	5	6—7	3—5	5	6	—	6—7	7—8	10	8	8	7	6—8	10
Fabaceae	8—10	6—7	8	7—10	8—10	—	—	—	—	7	—	—	—	—	7—9
Salicaceae	8—10	—	9—10	7—10	6—7	5	4	4—5	4—5	9	6—7	6	4—6	4	—
Scrophulariaceae	—	6—7	9—10	7—10	8—10	—	—	—	9—10	—	10	10	10	—	5—6
Juncaceae	—	—	—	—	6—7	9—10	7	8—9	9—10	—	9	9	9	9—10	—
Equisetaceae	—	—	—	—	—	9—10	8	—	—	—	—	—	—	—	—
Lamiaceae	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Apiaceae	—	—	—	7—10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ranunculaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	7—9
Ericaceae	—	—	—	—	—	9—10	9—10	10	—	—	—	—	—	6—8	—
Доля видов в 10 ведущих семействах, %	69.5	67.7	66.3	68.6	66.0	68.5	69.9	68.4	67.2	66.2	67.3	68.2	68.8	71.0	65.4

Примечание к табл. 2—4. УК — Усть-Кулом, С — Сыктывкар, А — Айкино, М — Микунь, НО — Нижний Одес, П — Печора, МС — Малая Сыня, БС — Большая Сыня, СН — Сыня-Нырд, И — Инта, У — Усинск, Г — Головные, В — Возей, Х — Харьягинск, Вр — Воркута. Цифры означают место семейства в нисходящем ряду по числу видов.

ТАБЛИЦА 3

Распределение числа видов по широтным и долготным географическим группам в синантропных флорах (СФ) европейского Северо-Востока, %

Географическая группа	УК	С	А	М	НО	П	МС	БС	СН	И	У	Г	В	Х	Вр
Широтная группа															
Арктическая	—	—	—	—	—	0.7	0.6	0.6	1.1	2.3	1.0	1.5	2.1	2.7	6.0
Аркто-альпийская	1.0	0.3	1.1	0.5	1.3	1.2	1.3	1.2	2.2	2.3	2.0	2.1	2.1	2.1	9.9
Гипоарктическая	3.8	1.7	4.4	2.7	6.9	10.9	10.9	11.1	10.0	7.9	10.2	11.3	11.6	13.7	12.2
Гипоаркто-альпийская	1.0	0.7	1.1	1.1	—	3.2	3.2	2.9	2.8	2.3	2.9	3.1	3.2	3.4	1.6
Бореально-гипоарктическая	0.4	0.3	0.5	0.5	1.3	0.7	1.3	1.2	1.1	0.9	1.0	1.0	1.1	2.7	0.5
Бореальная	60.5	55.0	65.2	63.8	69.8	67.8	67.9	67.2	66.1	61.6	62.4	64.6	64.0	63.7	47.9
Неморально-бореальная	1.0	1.4	1.7	1.6	1.3	1.4	1.3	1.2	1.7	0.9	1.5	1.5	1.6	0.7	0.5
Неморальная	—	1.7	0.5	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Лесостепная	5.2	5.8	2.8	4.3	2.5	1.7	1.3	1.7	2.2	4.7	2.9	2.1	2.1	1.4	3.3
Степная	—	2.0	—	0.5	—	—	—	—	—	0.9	—	—	—	—	—
Полизональная	27.1	31.1	22.7	24.5	16.9	12.4	12.2	12.9	12.8	16.2	16.1	12.8	12.2	9.6	18.1
Долготная группа															
Циркумполярная	31.4	25.9	35.4	29.8	40.3	40.6	40.4	40.9	39.4	38.9	36.6	39.0	40.2	44.5	44.7
Евразиатская	44.8	45.4	44.8	44.7	42.1	40.3	40.4	40.9	42.2	45.8	43.9	41.5	40.2	41.1	38.2
Европейская	10.5	13.7	9.4	11.2	8.2	8.2	9.0	8.2	8.3	7.9	8.3	8.7	8.5	4.8	5.3
Азиатская	2.4	2.0	1.1	2.1	2.5	4.4	4.5	4.1	3.9	0.9	3.4	3.6	3.7	4.1	2.6
Азиатско-американская	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.7	0.6
Американская	0.9	—	—	1.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Амфиатлантическая	—	—	0.5	0.5	—	0.5	0.6	0.6	1.2	—	1.0	1.0	1.0	0.7	2.0
Плюрирегиональная	10.0	13.0	8.8	10.1	6.9	6.0	5.1	5.3	5.0	6.5	6.8	6.2	6.4	4.1	6.6

ТАБЛИЦА 4

Соотношение жизненных форм растений в синантропных флорах европейского Северо-Востока, %

Жизненная форма	УК	С	А	М	НО	П	МС	БС	СН	И	У	Г	В	Х	Вр
Деревья	5.3	4.1	4.4	4.8	4.4	5.7	5.8	5.3	5.0	4.2	4.4	4.6	4.2	4.3	0.5
Кустарники	5.7	4.4	6.1	5.3	5.7	7.9	10.9	9.9	9.4	6.5	8.3	8.7	9.5	10.8	9.3
Полукустарники	0.5	0.4	0.5	0.5	—	—	0.6	0.6	0.6	—	0.5	0.5	0.5	—	—
Кустарнички	1.5	1.0	1.7	1.6	1.9	2.2	1.9	2.3	2.2	1.8	2.0	2.1	2.1	2.9	1.1
Полукустарнички	—	—	—	0.5	—	0.7	—	0.6	0.6	—	0.5	0.5	0.5	0.7	0.9
Многолетние травы:	57.9	52.7	64.0	60.6	64.7	68.4	69.9	67.8	65.0	67.2	64.8	65.2	66.7	73.5	67.0
корневищные	30.5	28.0	35.9	30.3	33.3	37.4	37.2	36.3	34.4	38.0	34.1	36.4	37.0	41.8	37.4
стержнекорневые	7.6	9.2	7.2	8.0	6.9	5.7	6.4	7.0	6.7	8.8	7.3	5.6	5.8	5.0	11.0
рыхлодерновинные	8.6	6.1	8.8	11.2	11.3	11.5	12.8	12.3	11.7	7.9	11.7	11.3	11.6	13.0	7.1
плотнодерновинные	3.9	3.4	4.4	3.2	6.3	6.5	5.1	4.7	5.0	3.7	4.4	4.6	4.8	5.8	5.0
корнеотпрысковые	3.4	2.1	2.8	3.2	2.5	2.2	2.6	2.3	2.2	1.8	2.9	2.6	2.7	2.9	2.3
столонообразующие и ползучие	2.4	2.5	2.2	2.1	1.9	2.9	2.6	2.3	2.2	3.7	2.0	2.1	2.1	2.1	1.6
кистекорневые	1.5	1.0	2.2	1.6	2.5	2.2	3.2	2.9	2.8	2.8	2.4	2.6	2.7	2.9	1.1
клубнеобразующие	—	0.4	2.2	0.5	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	0.5
луковичные	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5
плавающие и подводные	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5
Одно-, двулетние травы:	29.1	37.4	23.3	26.7	23.3	15.1	10.9	13.5	17.2	20.3	19.5	18.4	16.5	7.8	22.1
стержнекорневые	22.3	27.7	20.5	21.9	18.3	10.8	7.7	10.5	13.3	15.7	16.1	15.3	13.3	5.7	16.6
мочковатокорневые	5.3	7.6	1.7	3.7	2.5	2.9	1.9	1.8	2.8	2.8	2.4	2.1	2.1	1.4	3.9
гаусториальные полупаразиты	1.5	2.1	1.1	1.1	2.5	1.4	1.3	1.2	1.1	1.8	1.0	1.0	1.1	0.7	1.6

от зонального положения — уменьшается с юга на север (от 23.3—37.4 % в более южных СФ Усть-Кулома, Сыктывкара, Айкино, Микуни до 7.8 % в более северной СФ Харьягинска), но и от времени и степени антропогенного воздействия (22.1 % в самой северной СФ Воркуты).

В биологическом спектре жизненных форм (по Раункиеру) преобладают гемикриптофиты, участие которых в сложении растительности антропогенных местообитаний незначительно возрастает в направлении с юга на север (от 43.3—47.9 % в СФ Усть-Кулома, Сыктывкара, Айкино, Микуни до 50.4—51.6 % в СФ Харьягинска и Воркуты). Возрастание числа хамефитов в СФ происходит, как и в локальных, в направлении с юга на север (от 3.3—4.4 % в СФ Усть-Кулома и Сыктывкара до 5.5—7.9 % в СФ Харьягинска и Воркуты), что объясняется зональным положением флор. Повышенная доля терофитов в СФ Усть-Кулома, Сыктывкара, Айкино, Микуни, Воркуты связана с возрастанием числа антропофитов в этих флорах.

Ценотический анализ показал, что местные виды в растительных сообществах техногенных участков представлены в основном луговой группой (44.2—53.2 %), лесных, болотных и в северных СФ (Воркуты, Харьягинска, Возея) тундровых видов немного. Более половины видов (51.1—72.7 %) — эумезофиты, значительно меньше эугигрофитов (8.5—21.6 %). Число ксеромезофитов в южных флорах, психромезофитов и психрогигрофитов в северных незначительно.

Таким образом, в процессе синантропизации, несмотря на некоторое обогащение флоры заносными видами, происходит уменьшение флористического разнообразия, изменение таксономического состава, систематической и географической структуры. В ходе анализа видового состава сосудистых растений антропогенных местообитаний в контурах 15 СФ, расположенных по трансекте с юго-запада на северо-восток, выявлены основные направления и масштабность этих изменений под воздействием антропогенных факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акульшина Н. П., Шушпанникова Г. С., Новаковская Т. В., Познянская Л. В. Синантропное изменение флоры на антропогенных местообитаниях в тайге и тундре европейского Северо-Востока // Флора антропогенных местообитаний Севера. М., 1996. С. 31—52.

Дорогостайская Е. В. Опыт характеристики рудеральной и сорной растительности города Воркуты и его окрестностей // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 7. С. 1015—1021.

Дорогостайская Е. В. Антропофильная флора Крайнего Севера СССР // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 11. С. 1580—1581.

Дорогостайская Е. В. Сорные растения Крайнего Севера. Л., 1972. 172 с.

Дружинина О. А. Антропогенная динамика растительного покрова в районах интенсивного освоения Арктики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 25 с.

Дружинина О. А. Динамика растительности в районах интенсивного освоения Крайнего Севера // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 205—231.

Дружинина О. А. Особенности формирования естественных фитоценозов в техногенных ландшафтах тундровой зоны // Освоение Севера и проблемы рекультивации. Тез. докл. на 1-й Междунар. конф. Сыктывкар, 1991. С. 70—71.

Дружинина О. А., Мяло Е. Г. Охрана растительного покрова Крайнего Севера: Проблемы и перспективы. М., 1990. 176 с.

Кулиев А. Н., Морозов В. В. Новые заносные виды сосудистых растений в окрестностях г. Воркуты // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 461—466.

Мартыненко В. А. Сравнительная характеристика бореальных флор северо-востока Европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 27 с.

Мартыненко В. А. Адвентивные растения таежной зоны Коми АССР // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера // Тр. Коми науч. Центра УрО АН СССР. 1990. № 108. С. 7—15.

Мартыненко В. А. Синантропная флора подзоны средней тайги европейского северо-востока // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 77—81.

Новаковская Т. В. Антропогенная трансформация растительного покрова на Харьягинском нефтегазовом месторождении (Ненецкий автономный округ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1999. 21 с.

Перфильев И. А. Флора Северного края. Архангельск, 1934. Ч. 1. 160 с.; 1936. Ч. 2—3. 401 с.
Ребристая О. В. Флора севсро-востока Большсземельской тундры. Л., 1977. 334 с.
Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. РБО. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

SUMMARY

A spccics composition of phytocoenoses in anthropogenic habitats has been studied in 15 local floras situated on the transect from the South-West to the North-East passing the Northern railway and the arterial oil pipclines. 491 vascular plant specics are recordcd, among them 289 apophytes and 202 adventive plants. From 38 to 64 % of the species are concentrated on the technogenic areas in different local floras. The majority of apophytcs are boreal species. The group of rhyzomatous perennials (28—42 %), mostly of meadow florocenotype, is the most tolerant to anthropogenic factor and capable of growth on the disturbed areas. Almost half of adventive species, mostly tap-root annuals, belong to polyzonal plants.

УДК 581.9 (470.51/.54) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© С. В. Баландин

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ХРЕБТА БАСЕГИ (СРЕДНИЙ УРАЛ)

S. V. BALANDIN. THE ANALYSIS OF THE BASSEGI RANGE FLORA (THE MIDDLE URALS)

Институт экологии растений и животиых УрО РАН
Екатеринбург
Поступила 13.01.1999
Окончательный вариант получен 10.11.2000

Приводятся результаты исследований конкретной флоры хребта Басеги (Средний Урал). Рассматривается систематическая структура, даются географический, экологический, ценотический, биоморфологический анализы, сравнение с другими близлежащими флорами Урала.
Ключевые слова: конкретная флора, структура флоры, Средний Урал, хребет.

Хр. Басеги — горный массив Среднего Урала (Пермская обл.), расположенный в междуречье рек Усьвы и Вильвы, протяженностью около 30 км. Хребет образован несколькими вершинами: Северный Басег (952 м над ур. м.), Средний Басег (994.7 м) и Южный Басег, состоящий из 3 вершин: Первый Южный Камень (751 м), Второй Южный Камень (851 м) и Третий Южный Камень (817 м). Горный массив сложен кварцитами, на некоторых участках встречаются кварцито-песчаники, сланцы, диабазы и габбро-диабазы. Здесь представлены 3 высотных пояса: горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый.

В горно-лесном поясе распространены еловые (*Picea obovata* Ledeb.), реже пихтово-еловые (*Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata*), крупнопапоротниковые, аконитовые (*Aconitum septentrionale* Koelle), кислично-мелкопапоротниковые (*Oxalis acetosella* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.), приручьевые, сфагновые, реже — зеленомошные и долгомошные леса. Незначительную площадь занимают мезотрофные болота и, как правило, примыкающие к ним березовые (*Betula pubescens* Ehrh.), приручьевые и сфагновые леса. У южной оконечности хребта, по берегам р. Вильвы, встречаются березовые (*Betula pubescens*) разнотравные леса и преимущественно сенокосные луговые сообщества.

Растительность подгольцового пояса представлена березовыми (*Betula tortuosa* Ledeb.), реже березово-еловыми (*Betula tortuosa*, *Picea obovata*), березово-пихтовыми (*Betula tortuosa*, *Abies sibirica*), пихтовыми (*Abies sibirica*) мелколесьями — преимущественно кислецовыми (*Aconogonon alpinum* (All.) Schur), крупнопапоротниковыми,

чернично-луговиковыми (*Vaccinium myrtillus* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drej.), реже разнотравными, зеленомошными. Значительные площади занимают подгольцовые луга. Наиболее распространены крупнозлаково-разнотравные, крупноразнотравные, реже мелкоразнотравные, мелкозлаково-разнотравные и крупнозлаковые луга. По границе между лесными и луговыми сообществами, преимущественно в сырых местообитаниях, встречаются разнотравные ивняки из *Salix phylicifolia* L. и *S. myrsinifolia* Salisb.

Горно-тундровая растительность занимает небольшие площади, встречаясь на вершинах гор Северный Басег, Средний Басег и фрагменты на горе Второй Южный Камень. Здесь представлены каменистые, лишайниковые, кустарничково-моховые, травяно-моховые горные тундры, а также заросли *Juniperus sibirica* Burgsd. Значительные площади заняты каменистыми россыпями. На горе Средний Басег изредка встречаются горно-тундровые лужайки и разнотравные ивняки из *Salix lanata* L. и *S. lapponum* L.

Хребет расположен в южной части подзоны средней тайги бореально-лесной зоны. Согласно схеме комплексного ботанико-географического районирования, территория относится к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции Евразиатской таежной области (Исаченко, Лавренко, 1980). С 1982 г. входит в состав заповедника «Басеги».

Материал и методика

Флора хр. Басеги изучалась в 1984—1988 гг. Сбор материала проводился методами детально-маршрутных исследований и конкретных флор, сделано 270 геоботанических описаний. Помимо собственных наблюдений использованы материалы гербариев Пермского ун-та (PERM), Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (LE), Московского ун-та (MW), а также литературные данные. Номенклатура видов соответствует сводке С. К. Черепанова (1995). Анализ флоры проведен на основе конспекта сосудистых растений заповедника «Басеги» (Баландин, Ладыгин, 1993), где приведено 466 видов, с учетом дополнений А. Г. Безгодова (1994). В анализ включены аборигенные и адвентивные натурализовавшиеся растения.

Результаты и их обсуждение

В результате проведенных исследований, изучения коллекций и литературных данных выявлено, что конкретная флора (площадь 220 км^2) хр. Басеги составляет 488 видов сосудистых растений, относящихся к 232 родам и 70 семействам. На данной площади достигается ареал-минимум конкретной флоры. У южной оконечности хребта, в долине р. Вильвы, к изученной флоре примыкает другая конкретная флора с несколько иным составом константных видов, особенно в луговых сообществах.

При обработке материала сделаны некоторые дополнения и уточнения к флоре хр. Басеги, которые не были ранее опубликованы. Дополнения к флоре: *Stellaria nemorum* L., произрастающая в темнохвойных приручьевых, аконитовых, крупнопапоротниково-разнотравных лесах горно-лесного пояса, на крупноразнотравных лугах, в ивняках, кислецовых, крупнопапоротниковых мелколесьях подгольцового пояса; *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Love, встречающийся на мелкоразнотравных, крупноразнотравных, крупнозлаково-разнотравных подгольцовых лугах и горно-тундровых лужайках. Уточнения к флоре: следует принимать названия *Erigeron uralensis* Less. вместо *E. politus* Fries.; *Leucanthemum ircutianum* (Turcz.) DC. вместо *L. vulgare* Lam.; *Rumex sylvestris* (Lam.) Wallr. вместо *R. obtusifolius* L.; *Saxifraga aestivalis* Fisch. et C. A. Mey. вместо *S. punctata* L.

На лугах в долине р. Вильвы обычными становятся виды, отсутствующие на хребте. Это: *Carum carvi* L., *Centaurea scabiosa* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Linaria*

vulgaris L., *Picris hieracioides* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Plantago lanceolata* L., *P. media* L., *Trifolium medium* L. Значительно реже встречаются *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., *Carex muricata* L., *Potentilla goldbachii* Rupr., *Stachys officinalis* (L.) Trevis.

В березовых лесах на р. Вильве в состав древостоя входит *Betula pendula* Roth. Весьма обычно в этих лесах у береговых обнажений встречается *Hieracium pilosella* L., значительно реже — *Botrychium lanceolatum* (S. G. Gmel.) Angstr., *Erigeron acris* L., *Inula salicina* L., *Stellaria longifolia* Muehl. ex Willd., по опушкам — *Platanthera bifolia* (L.) Rich., в водных сообществах — *Potamogeton alpinus* Balb., *P. berchtoldii* Fieb., по берегам реки — *Mentha arvensis* L., в лужах — *Limosella aquatica* L., в темнохвойных лесах — *Galium odoratum* (L.) Scop. Все перечисленные виды, кроме *Betula pendula*, отсутствуют на хребте. Ряд видов в растительных сообществах на р. Вильве является весьма обычным, но в хребтовую часть заходит лишь по обочинам дорог: из видов луговых сообществ — *Campanula patula* L., *Leontodon autumnalis* L., *Polemonium caeruleum* L.; березовых лесов — *Veronica officinalis* L.[1]

Территория конкретной флоры хребта несколько вытянута в меридиональном направлении, что связано с особенностями рельефа. Здесь выражен общий для всех горных участков хребта горно-лесной пояс и практически целостный контур составляет подгольцовый пояс. Разрывы в подгольцовом поясе наблюдаются между самой северной горой Северный Басег и центральной частью (2 участка по 800 м), а также между самой южной горой Первый Южный Камень и центром (300 м). Разрывы в подгольцовом поясе занимает горно-лесной пояс. Горно-тундровый пояс распространен фрагментарно по самым вершинам гор.

Ближайшими горами, на которых есть высокогорные пояса, являются: гора Ослянка (20 км севернее, подгольцовый и горно-тундровый пояса), гора Хариусный Камень (15 км восточнее, подгольцовый пояс), гора Дикий Камень (8 км юго-восточнее, подгольцовый пояс). Хр. Басеги представляет собой обособленную горную цепь с выраженной поясностью растительности, и анализ его флоры может дать представление о флоре гор средней тайги бореально-лесной зоны Урала.

Наиболее представлены по числу видов семейства: *Poaceae* — 58 видов, *Asteraceae* — 55, *Rosaceae* — 46, *Cyperaceae* — 38, *Caryophyllaceae* — 26, *Ranunculaceae* — 19, *Scrophulariaceae* — 17, *Fabaceae* и *Salicaceae* по 12, *Lamiaceae* и *Polygonaceae* по 11. 10 ведущих семейств содержат 295 видов, или 60 % флоры. Наиболее крупные по числу видов роды: *Carex* — 32 вида, *Hieracium* — 17, *Alchemilla* и *Poa* по 17, *Salix* и *Viola* по 11, *Stellaria* — 8, *Calamagrostis* — 7. Среднее число видов в семействе 6.9, среднее число родов в семействе 3.3, среднее число видов в роде 2.1, однодольные составляют 27 % от общего числа цветковых, спайнолепестные 39 % от числа двудольных, отношение числа видов *Asteraceae/Poaceae* 0.9.

Параметры систематической структуры флоры соответствуют параметрам конкретных флор Бореальной флористической области (Шмидт, 1980, 1984). Состав ведущих семейств и родов характерен для горных бореальных флор северо-востока европейской России (Лавренко и др., 1995).

По географическому распространению флора подразделяется на 10 элементов.

Плюрирегиональный элемент представлен 9 видами (1.8 % флоры) — *Cerastium holosteoides* Friesm, *Poa annua* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn и др.

Голарктический элемент представлен 176 видами (36 % флоры), выделены 10 подгрупп: 1) голарктическая — 88 видов (18 % флоры) — *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Poa pratensis* L. и др.; 2) циркумполярная — 70 видов (14.4 %) — *Oxalis acetosella*, *Pyrola minor* L., *Vaccinium myrtillus* и др.; 3) западноамерикано-евразиатская — 2 вида (0.4 %) — *Hieracium umbellatum* L., *Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg.; 4) западноевразиатско-североамериканская — 1 вид (0.2 %) — *Veronica officinalis*; 5) восточноевропей-

[1] В анализ конкретной флоры хр. Басеги долина р. Вильвы не включена.

ско-азиатско-западноамериканская — 1 вид (0.2 %) — *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip.; 6) западноамерикано-азиатская — 1 вид (0.2 %) — *Alopecurus glaucus* Less.; 7) евро-сибирско-американская — 2 вида (0.4 %) — *Carex nigra* (L.) Reichard, *Luzula pilosa* (L.) Willd.; 8) евро-сибирско-восточноамериканская — 1 вид (0.2 %) — *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz; 9) европейско-североамериканская — 3 вида (0.6 %) — *Epilobium ciliatum* Rafin., *Myosotis palustris* (L.) L., *Pedicularis palustris* L.; 10) амфиатлантическая — 7 видов (1.4 %) — *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *Juncus trifidus* L., *Potentilla crantzii* (Crantz) G. Beck ex Fritsch и др.

Евразиатский элемент представлен 141 видом (28.9 %), выделены 4 подгруппы: 1) евразиатская — 119 видов (24.4 %); 2) западноевразиатская — 3 вида (0.6 %); 3) восточноевропейско-азиатская — 18 видов (3.7 %); 4) азиатско-кавказская — 1 вид (0.2 %).

Азиатский элемент представлен 11 видами (2.3 %).

Евро-сибирский элемент представлен 52 видами (10.7 %), выделены 3 подгруппы: 1) евро-сибирская — 37 видов (7.6 %); 2) скандинавско-восточноевропейско-сибирская — 1 вид (0.2 %); 3) восточноевропейско-сибирская — 14 видов (2.9 %).

Сибирский элемент представлен 11 видами (2.3 %).

Европейско-западносибирский элемент представлен 32 видами (6.6 %), выделены 2 подгруппы: 1) европейско-западносибирская — 25 видов (5.2 %); 2) скандинавско-восточноевропейско-западносибирская — 5 видов (1 %).

Европейский элемент представлен 36 видами (7.3 %), выделены 3 подгруппы: 1) европейская — 27 видов (5.5 %); 2) скандинавско-восточноевропейская — 3 вида (0.6 %); 3) восточноевропейская — 6 видов (1.2 %).

Урало-западносибирский элемент представлен 1 видом (0.2 %).

Приуральско-уральский элемент представлен 19 видами (3.9 %), выделены 3 подгруппы: 1) приуральско-уральская — 1 вид (0.2 %); 2) предуральско-уральская — 2 вида (0.4 %); 3) уральская — 16 видов (3.3 %). Обращает на себя внимание значительное преобладание видов с широким распространением европейских видов над сибирскими, а также незначительное участие эндемичных для Урала видов.

По широтно-поясному распространению выделяется 10 групп.

Бореальная группа представлена 309 видами (63.3 % флоры), выделены 4 подгруппы: 1) бореальная — 276 видов (56.5 %) — *Equisetum sylvaticum* L., *Pyrola minor*, *Rumex acetosa* L. и др.; 2) гипоаркто-бореальная — 18 видов (3.7 %) — *Andromeda polifolia* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Salix lapponum* и др.; 3) неморально-бореальная — 14 видов (2.9 %) — *Elymus caninus* (L.) L., *Glechoma hederacea* L., *Lamium album* L. и др.; 4) аркто-бореальная — 1 вид (0.2 %) — *Saxifraga hirculus* L.

Плюризональная группа представлена 43 видами (8.8 %).

Монтанная группа представлена 29 видами (5.9 %), выделены 4 подгруппы: 1) бореально-монтанная — 18 видов (3.7 %); 2) монтанная — 8 видов (1.6 %); 3) монтанно-степная — 2 вида (0.4 %); 4) аркто-бореально-монтанная — 1 вид (0.2 %).

Неморальная группа представлена 31 видом (6.4 %), выделены 2 подгруппы: 1) неморальная — 18 видов (3.7 %); 2) бореально-неморальная — 13 видов (2.7 %).

Лесостепная группа представлена 24 видами (4.9 %), выделено 3 подгруппы: 1) бореально-лесостепная — 12 видов (2.5 %); 2) лесостепная — 11 видов (2.2 %); 3) неморально-лесостепная — 1 вид (0.2 %).

Аркто-альпийская группа представлена 22 видами (4.5 %).

Гипоаркто-альпийская группа представлена 14 видами (2.9 %).

Гипоарктическая группа представлена 12 видами (2.5 %), выделены 2 подгруппы: 1) гипоарктическая — 10 видов (2.1 %); 2) бореально-гипоарктическая — 2 вида (0.4 %).

Степная группа представлена 2 видами (0.4 %), выделены 2 подгруппы: 1) бореально-степная — 1 вид (0.2 %); 2) степная — 1 вид (0.2 %).

Арктическая группа представлена 2 видами (0.4 %).

Среди бореальных и плюризональных видов преобладают голарктические, среди монтанных — приуральско-уральские, среди неморальных — европейско-западносибирские и евразиатские, среди лесостепных — евразиатские, среди аркто-альпийских — голарктические, среди гипоаркто-альпийских — голарктические и евразиатские, среди гипоарктических — голарктические, степные виды представлены евразиатскими и приуральско-уральскими, арктические — только голарктическими. На основе проведенного анализа выявлено, что во флоре хребта преобладают голарктические и евразиатские бореальные виды.

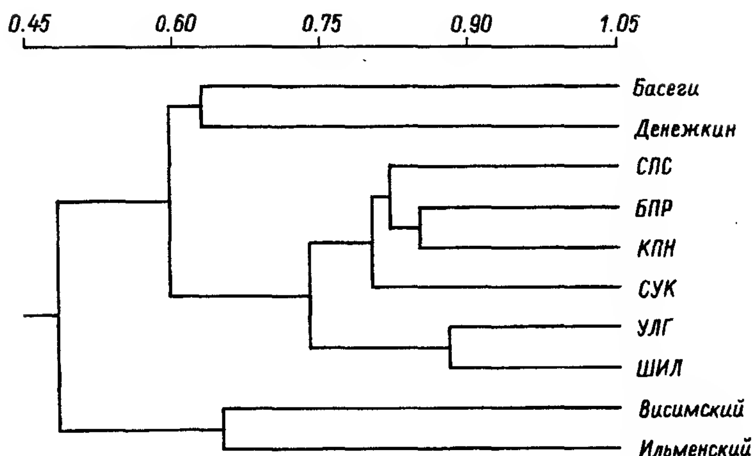
Экологический анализ показал, что мезофиты составляют 249 видов (51.1 % флоры) — *Alchemilla lindbergiana* Juz., *Dactylis glomerata* L., *Poa trivialis* L. и др., гигрофиты — 89 (18.3 %), гигромезофиты — 33 (6.8 %), мезогигрофиты — 31 (6.4 %), психрофиты — 26 (5.3 %), оксилофиты — 13 (2.7 %), ксеромезофиты — 10 (2 %), гигрофиты, криофиты — по 9 (1.8 %), мезоксерофиты — 8 (1.6 %), гигрооксилофиты — 6 (1.2 %), ксерофиты — 2 (0.4 %), оксилогигрофиты, гигропсихрофиты, оксилопсихрофиты — по 1 виду (0.2 %).

По приуроченности к наиболее характерным местообитаниям во флоре преобладают лесные растения — 173 вида (35.5 % флоры) — *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray, *Equisetum sylvaticum*, *Milium effusum* L. и др. и луговые — 170 (34.8 %) — *Alopecurus pratensis* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Phleum pratense* L. и др. Далее следуют болотные — 64 вида (13.1 %), тундровые — 28 (5.7 %), сегетально-рудеральные — 23 (4.7 %), скальные — 12 (2.5 %), степные — 10 (2.1 %), водные — 8 (1.6 %). В результате проведенного ценотического анализа флору можно характеризовать как лугово-лесную.

Биоморфологический анализ сделан на основе классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962, 1964), споровых сосудистых — А. П. Хохрякова (1981). Во флоре преобладают травянистые поликарпики, они составляют 334 вида (68.7 % флоры), из которых наиболее многочисленны короткокорневищные поликарпики — 118 видов (24.3 %) — *Alchemilla acutiloba* Opiz, *Bistorta major* S. F. Gray, *Sanguisorba officinalis* L. и др., длиннокорневищные поликарпики — 53 (10.9 %) — *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Melica nutans* L., *Poa pratensis* и др., рыхлодерновинные поликарпики — 51 (10.5 %) — *Agrostis tenuis* Sibth., *Anthoxanthum odoratum*, *Calamagrostis obtusata* Trin. и др., ползучие поликарпики — 43 (8.8 %) — *Amoria repens* (L.) C. Presl, *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Ranunculus repens* L. и др. Следующим по численности типом жизненных форм являются травянистые монокарпики — 48 видов (9.8 % флоры), из которых преобладают однолетние травянистые монокарпики длительной вегетации — 23 вида (4.7 %). Далее следуют кустарники — 27 видов (5.5 %), папоротники — 21 (4.3 %), деревья — 20 (4.1 %), полукустарники и полукустарнички — по 9 (1.8 %), кустарнички — 8 (1.6 %), земноводные травы — 7 (1.4 %), хвощи — 6 (1.2 %), плауны — 5 (1 %), плавающие и подводные травы — по 3 (0.6 %).

Биоморфологический анализ по классификации Раункиера показал значительное преобладание над всеми группами гемикриптофитов. Они составляют 298 видов (61.1 % флоры) — *Alchemilla glabricaulis* Lindb. fil., *Elymus caninus*, *Rumes crispus* L. и др. Далее следуют геофиты — 57 видов (11.7 %), фанерофиты — 49 (10 %), хамефиты — 38 (7.8 %), терофиты — 36 (7.4 %), гелофиты — 7 (1.4 %), гидрофиты — 3 (0.6 %). Состав жизненных форм позволяет характеризовать флору как умеренно-холодную голарктическую.

Из 488 видов сосудистых растений, произрастающих на хребте, в горно-лесном поясе встречается 371 вид, в подгольцовом — 344, в горно-тундровом — 86. При этом только в горно-лесном поясе отмечено 128 видов, в подгольцовом — 86, в горно-тундровом — 9. Всего число видов, приуроченных к определенному поясу, составляет 224, что меньше половины состава флоры хребта. Сходство флор различных поясов оценено с помощью коэффициента Съеренсена—Чекановского (Шмидт, 1980, 1984). Данный коэффициент между флорой горно-лесного и подгольцового



Дендрограмма сходства (коэффициент Съеренсена—Чекановского) конкретных флор бореально-лесной зоны горной части Урала.

Названия флор даны в тексте.

поясов составляет 0.66, горно-лесного и горно-тундрового поясов — 0.25, подгольцового и горно-тундрового поясов — 0.34. Наибольшее сходство по видовому составу наблюдается между горно-лесным и подгольцовым поясами, которые составляют подавляющую часть флоры хребта.

Значительный интерес представляет сравнение флоры хребта с уже изученными флорами Урала.

Для сравнения были взяты 6 конкретных флор Печоро-Илычского заповедника (Лавренко и др., 1995): флоры Большепорожного флористического района (БПР), Койпинского флористического района (КПН), Среднепырсъинского флористического района (СПС), Среднеукъинского флористического района (СУК) — горные. Последний район по флористическим особенностям характеризуется как среднегорный. Флоры Устьлягского (УЛГ) и Шежимилычского (ШИЛ) флористических районов отнесены к району предгорной увалистой полосы. По зональному положению конкретные флоры СПС (306 видов, площадь 240 км^2) и СУК (326 видов, 270 км^2) расположены в подзоне предлесотундровых редкостойных лесов бореально-лесной зоны. БПР (299 видов, 250 км^2), КПН (334 вида, 220 км^2), ШИЛ (384 вида, 230 км^2) находятся в подзоне северной тайги бореально-лесной зоны. По району флоры УЛГ (389 видов, 200 км^2) проходит граница между подзонами предлесотундровых редкостойных лесов и северной тайги, большая часть территории относится к подзоне северной тайги. Поясность растительности представлена в 4 флорах из 6. В БПР, КПН, СПС, СУК выражены горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса, в последней флоре горно-тундровый пояс встречается пятнами и менее разнообразен. В УЛГ и ШИЛ отмечается только горно-лесной пояс. Площади конкретных флор авторами не приводятся, дается лишь их карта-схема, по которой проведены подсчеты площадей путем переноса схемы на топографическую карту.

Далее взята флора заповедника «Денежкин Камень» (Красовский, Скворцов, 1958; Скворцов, 1959). При сравнительном анализе флоры взята (из опубликованных материалов) только флора хр. Денежкин Камень, сложенного ультраосновными и основными горными породами. Фрагменты хребтов Хоза-Тумп, Уральский и некоторых других, которые ранее входили в заповедник, сложены преимущественно кислыми горными породами, что отражается на растительности, особенно тундровой. По-видимому, их следует относить к другой конкретной флоре. Указываемые для заповедника виды из окр. с. Всеволодо-Благодатское и по обнажениям р. Сосьвы, в 15 км и более восточнее хр. Денежкин Камень, также были исключены из сравнения, поскольку они принадлежат уже следующей конкретной флоре, где начинается полоса известняков с весьма своеобразными остепненными скальными группировками по береговым обнажениям и только одним горно-лесным поясом. Конкретная флора хр. Денежкин Камень на площади 440 км^2 составляет 480 видов, расположена в подзоне северной тайги бореально-лесной зоны с выраженными горно-лесным, подгольцовым и горно-тундровым поясами.

Проводилось сравнение с флорой Висимского заповедника и его окрестностей (Грюнер, 1977, 1979). Публикуемые списки, по мнению Б. П. Колесникова (1977), допустимо рассматривать в качестве конкретной флоры. Флора территории дополнена данными Л. В. Мариной (1987, 1996) и А. Н. Нестеровой с соавт. (1982). Конкретная флора (658 видов) расположена в подзоне южной тайги бореально-лесной зоны, на площади около 2000 км^2. Из высотных поясов представлены: горно-лесной пояс и фрагменты подгольцового пояса на западном склоне горы Бол. Сутук (Марина, 1988; Турков, Колесников, 1977). Для горы Старик-Камень Нестерова с соавт. (1982) приводят *Betula tortuosa*, что также говорит о наличии фрагментов подгольцового пояса на вершине этой горы.

Проведено сравнение с флорой Ильменского заповедника (Дорогостайская, 1961), которая рассматривается как конкретная (Шмидт, 1980). Ильменский заповедник расположен в подзоне предлесостепных сосновых и березовых лесов бореально-лесной зоны с выраженным одним горно-лесным поясом. В заповеднике произрастает 827 видов на площади 303.8 км^2.

Была построена дендрограмма сходства флоры на основе коэффициента сходства Съеренсена—Чекановского (см. рисунок). Кластеризация проводилась с помощью программы NTSYS взвешенным пара-групповым методом (исследованием охвачены все подзоны бореально-лесной зоны горной части Урала). Выяснено, что наиболее сходны флоры хребтов Басеги и Денежкин Камень. Обособленную группу составляют конкретные флоры Печоро-Илычского заповедника. Отдельный кластер образуют флоры Висимского заповедника с окрестностями и Ильменского заповедника.

Выводы

Конкретная флора хр. Басеги составляет 488 видов сосудистых растений, относящихся к 232 родам и 70 семействам. Систематическая структура флоры соответствует конкретным флорам Бореальной флористической области. Состав ведущих семейств и родов характерен для горных бореальных флор северо-востока Европейской России. Географический анализ показал преобладание видов с широким распространением — голарктических (36 % флоры) и евразиатских (28.9 %), а также европейских (7.3 %) над сибирскими (2.3 %). По широтно-поясному распространению отмечается значительное превосходство бореальных видов (63.3 %). Эколого-ценотический анализ выявил преобладание лесных (35.5 % флоры) и луговых (34.8 %) видов. Из экологических групп доминируют мезофиты (51.1 %). Это позволяет отнести флору к лугово-лесной мезофитной. Биоморфологический анализ показал значительное преобладание травянистых поликарпиков (68.7 % флоры), среди которых наиболее многочисленны короткокорневищные поликарпики (24.3 %) и длиннокорневищные поликарпики (10.9 %). По спектру биоморф Раункиера доминируют гемикриптофиты (61.1 %). Полученные данные характеризуют флору как умеренно-холодную голарктическую.

В горно-лесном поясе встречается 371 вид, в подгольцовом — 344, в горно-тундровом — 86. Наиболее сходны по видовому составу горно-лесной и подгольцовый пояса, которые составляют подавляющую часть флоры. Горно-тундровый пояс добавляет лишь 9 видов к списку флоры. Менее половины флоры хребта приурочено только к одному высотному поясу. При сравнении видового состава с близлежащими флорами горной части Урала наиболее сходны флоры хр. Басеги и Денежкин Камень.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баландин С. В., Ладыгин И. В. Сосудистые растения заповедника «Басеги» (Средний Урал). Пермь, 1993. 57 с. Деп. в ВИНИТИ 14.01.93. № 76-В93.

Безгодов А. Г. Сосудистые растения заповедника «Басеги». М., 1994. 40 с.

Грюнер Н. М. Систематический список сосудистых растений Висимского заповедника и прилежащих к нему территорий южнотаежного Среднего Урала // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, 1977. С. 52—137.

Грюнер Н. М. Систематический список сосудистых растений Висимского заповедника и прилежащих к нему территорий южнотаежного Среднего Урала // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, 1979. С. 5—32.

Дорогостайская Е. В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Тр. Ильменского гос. заповедника. 1961. Вып. 8. С. 9—50.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10—20.

Колесников Б. П. О «Флоре сосудистых растений Висимского заповедника и его окрестностей» Н. М. Грюнер // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, 1977. С. 47—51.

Красовский Л. И., Скворцов А. К. Флора сосудистых растений заповедника «Денежкин Камень» // Тр. гос. заповедника «Денежкин Камень». 1958. Вып. 1. С. 23—86.
Лавренко А. Н., Улле З. Г., Сердитов Н. П. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., 1995. 256 с.
Марин Ю. Ф. Висимский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР. М., 1988. Ч. I. С. 265—279.
Марина Л. В. Сосудистые растения Висимского заповедника. М., 1987. 43 с.
Марина Л. В. Дополнения к флоре сосудистых растений Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. Екатеринбург, 1996. С. 93—95.
Нестерова А. Н., Турков В. Г., Чуйко Н. М. К флоре сосудистых растений южнотаежного Среднего Урала // Биогеоценологические исследования на Урале. Свердловск, 1982. С. 3—32.
Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
Серебряков И. Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.
Скворцов А. К. Новые флористические находки в районе Денежкина Камня (Северный Урал) // Бот. матер. гербария Бот. ин-та АН СССР. 1959. Т. 19. С. 558—571.
Турков В. Г., Колесников Б. П. Очерк природы Висимского заповедника // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, 1977. С. 5—46.
Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.
Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

SUMMARY

The local (concrete) flora of the Bassegi range (the Middle Urals) has been studied. 486 species of vascular plants belonging to 232 genera and 70 families have been recorded in the area of 220 km². The parameters of taxonomic structure coincide with those of the boreal floristic region. The composition of leading families and genera is typical of mountain boreal floras of the North-East of European Russia. Holarctic and Eurasian boreal species predominate in the flora. According to the life form composition the flora can be characterised as forest-meadow mesophilous moderate cold holarctic one. Comparison with adjacent Urals floras shows that the vascular plant species composition of the Bassegi range is the most similar to that of Vissimsky nature reserve and to a lesser extent to the Denezhkin Kamen range.

УДК 001.86 : 58 — Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© А. В. Галанин, А. В. Беликович, Н. А. Михалева

ОЦЕНКА ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ИЗУЧЕННОСТИ ТЕРРИТОРИИ ПО ТОЧЕЧНЫМ КАРТАМ АРЕАЛОВ ВИДОВ

A. V. GALANIN, A. V. BELIKOVICH, N. A. MICHALEVA. ESTIMATION OF A TERRITORY FLORISTIC EXPLORATION LEVEL BY THE MAPS OF SPECIES GEOGRAPHICAL RANGES

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Поступила 28.07.1999
Окончательный вариант получен 17.07.2000

Анализируются карты точечных ареалов широко распространенных на Российском Дальнем Востоке видов сосудистых растений, опубликованные в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», вышедшей под редакцией С. С. Харкевича в 1985—1996 гг. Количество сборов этих широко распространенных видов из определенного региона, как правило, пропорционально степени флористической изученности этого региона.
Ключевые слова: ареалы, оценка изученности, флористика.

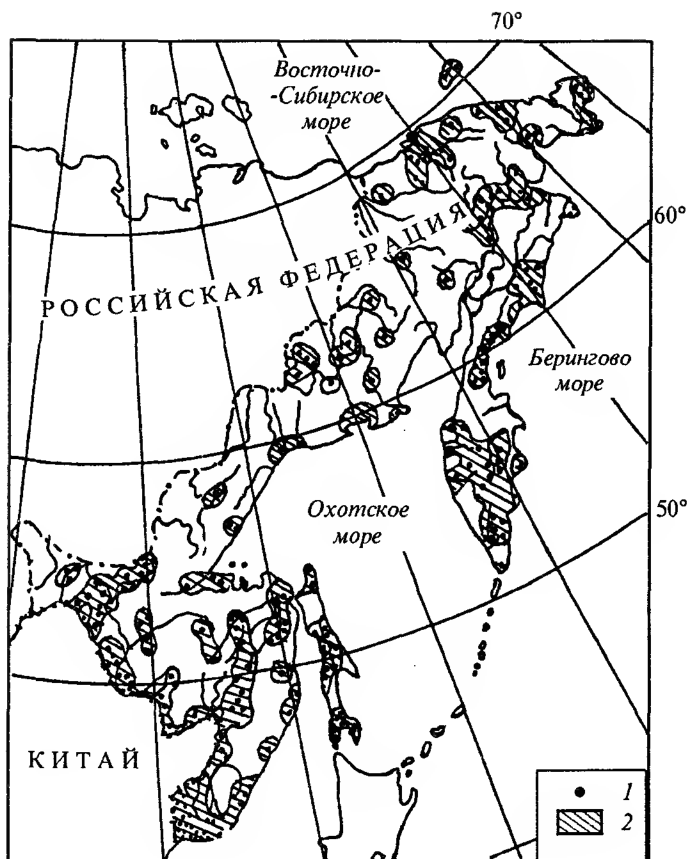


Рис. 1. Ареал хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.) в пределах Российского Дальнего Востока.
1 — места конкретных гербарных сборов; *2* — территории, из которых имеются сборы данного вида.

Выход в свет 8-томной сводки о сосудистых растениях Российского Дальнего Востока (РДВ) (Сосудистые..., 1985—1995) позволил провести анализ степени ботанической, в том числе и флористической изученности данного региона и составить карту, на которой обозначены как хорошо исследованные территории, так и территории, являющиеся «белыми пятнами», из которых гербарные сборы практически отсутствуют. Сравнивая точечные карты ареалов видов красочных и невзрачных, хорошо видно, посещался тот или иной район флористами или сборы из него поступили от географов, зоологов и геоботаников. Если сборов красочного и хорошо заметного вида из данного района много, а сборов невзрачного вида очень мало или совсем нет, можно с большой вероятностью утверждать, что этот район флористы не посещали. Это значит, что специалиста систематика и флориста здесь могут ждать немалые сюрпризы: находки новых видов, в том числе и новых для науки.

Рассмотрим карты ареалов конкретных видов. На рис. 1 изображен ареал хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.) в пределах РДВ. Это весьма тривиальный и ландшафтно активный вид, который регулярно встречается на подходящих для него местообитаниях во всех районах. В пределах РДВ представить ландшафтный район, где данный вид не мог бы расти, просто невозможно. Тем не менее на карте мы видим, как неравномерно точки сборов этого вида распределены по региону. Хвощ полевой для выявления флористически слабо изученных территорий — почти идеальный вид. Его собирают, пожалуй, только флористы, педантично документирующие свои флористические списки. Для геоботаников этот вид слишком тривиален, ну а



Рис. 2. Ареал мерингии бокоцветной (*Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl.) в пределах Российского Дальнего Востока.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

случайные сборщики, не ботаники, вряд ли станут, приехав на Дальний Восток, собирать то, что в изобилии растет и в Европейской части России. На карте (рис. 1) штриховкой выделены территории, флора которых наверняка изучалась специалистами, скрупулезно собиравшими гербарный материал. Эти заштрихованные территории можно считать досконально изученными во флористическом отношении. Незаштрихованные территории на данной карте — это районы, в которых степень флористической изученности значительно ниже. Однако в незаштрихованные районы здесь входят не только те, где флористы и геоботаники не работали совсем, но также и те, флоры которых выявлены недостаточно полно.

На рис. 2 приведен точечный ареал мерингии бокоцветной (*Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl.). Этот вид распространен по всему РДВ и во всех районах на подходящих для него местообитаниях встречается очень регулярно. Близкородственных видов мерингии нет, поэтому при обычных геоботанических исследованиях затруднений с его определением не возникает, и геоботаники это растение, как правило, не гербаризируют. Только не очень уверенные в систематике геоботаники и педантичные флористы гербаризируют этот вид. Сравнивая карту на рис. 1 с картой на рис. 2, можно отметить, что сборов мерингии все же больше, чем сборов хвоща. Хвощ полевой до вида в поле может определить значительно большее количество ботаников и неботаников, чем мерингию бокоцветную. В целом же структура «белых» пятен на обеих картах очень похожа. Мы склонны считать, что ареал мерингии бокоцветной

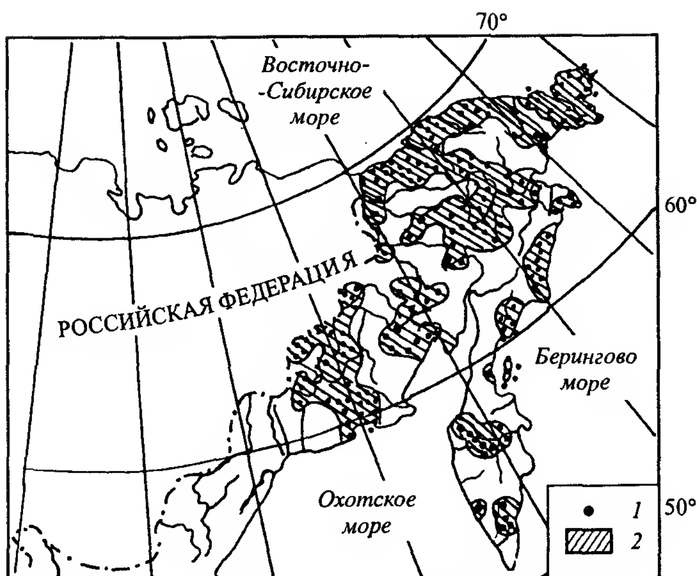


Рис. 3. Ареал клейтонии остролистной (*Claytonia acutifolia* Pall. et Schult.) на Северо-Востоке России и Камчатке.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

лучше многих других видов выявляет структуру «белых» флористических пятен на карте РДВ.

Теперь остановимся на ареалах очень заметных и красочных, красиво цветущих растений, мимо которых не пройдет ни один сборщик гербария, будь он специалистом-флористом или простым любителем. На рис. 3 изображен ареал клейтонии остролистной (*Claytonia acutifolia* Pall.), распространенной на РДВ на Северо-Востоке и Камчатке: ландшафтно этот вид весьма активен и на подходящих местообитаниях встречается регулярно. Клейтонию в гербарий собирают не только педантичные флористы, но также географы, геоботаники, зоологи — все, кто решил сделать во время путешествия гербарную коллекцию и передать ее специалистам. Штриховкой на карте (рис. 3) выделены районы, которые включают в себя заштрихованные районы на рис. 1 и еще те, откуда поступали хоть какие-то флористические сборы (пусть и не от ботаников). Незаштрихованные районы — это те места на Северо-Востоке России, из которых любой гербарный материал будет представлять большую ценность, так как здесь почти наверняка еще не гербаризовали ни флористы, ни геоботаники, ни географы, ни вообще натуралисты.

Другой пример — гвоздики ползучая и китайская (*Dianthus repens* Willd., *D. chinensis* L.), которые в сумме своих ареалов охватывают практически весь РДВ, за исключением восточной части Чукотского п-ова. «Белые» пятна на рис. 4 (за исключением Восточной Чукотки) — это районы, очень плохо изученные во флористическом отношении. Таких пятен много не только на Северо-Востоке и Камчатке, но и на севере Амурской обл., Хабаровского края. Флористически слабо изучена большая часть хр. Сихотэ-Алинь и район нижнего течения р. Амур.

Для наших целей можно использовать не только ареалы отдельных видов, но также суммы ареалов нескольких видов, так как для оценки степени флористической изученности территории в принципе важно знать, как много гербарных образцов поступило из того или иного района. На рис. 5 приведена карта сумм точечных ареалов 4 видов берез (*Betula ermanii* Cham., *B. alba* L., *B. platyphylla* Sukacz., *B. exilis* Sukacz.). В своей совокупности эти виды охватывают весь РДВ. В принципе, в любом конкретном районе нашего региона очень трудно не встретить хотя бы один из этих

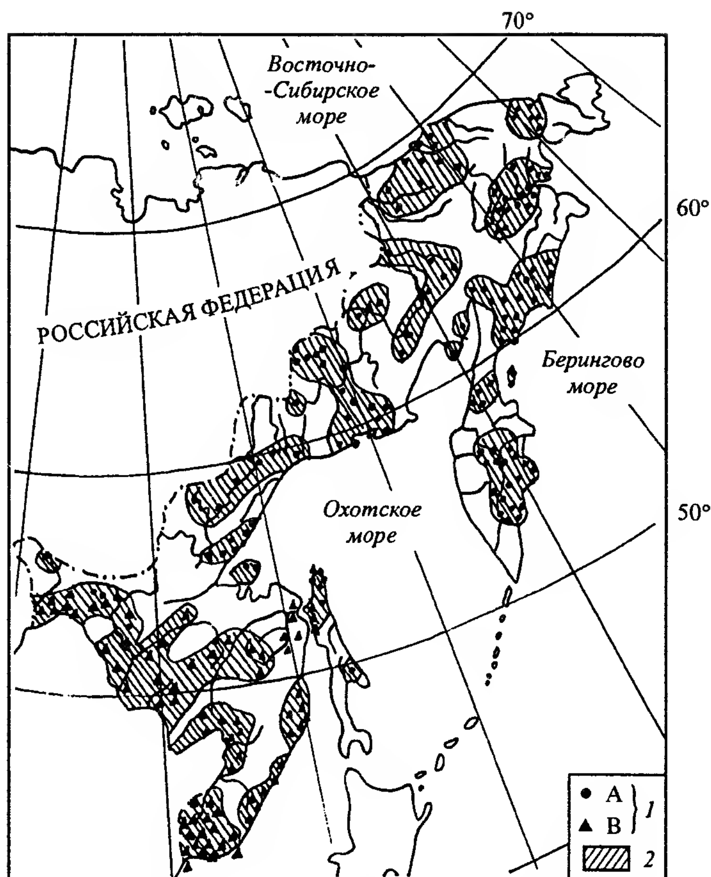


Рис. 4. Ареалы 2 видов гвоздик (А — *Dianthus repens* Willd., Б — *D. chinensis* L.) в пределах Российского Дальнего Востока.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

видов. Гербарные образцы этих видов поступают в коллекции от флористов, геоботаников, лесоведов, географов и натуралистов. Однако березы не столь красочны, как клейтонии, поэтому в гербариях даже в сумме по Северо-Востоку их листов меньше, чем листов клейтонии остролистной. На карте суммы точечных ареалов 4 видов берез «белых» пятен очень много в Магаданской обл., в Чукотском и Корякском авт. округах и на севере Хабаровского края. Бассейн р. Омолон, Сев. Охотия и многие другие районы РДВ еще ждут своих исследователей. Следует, пожалуй, отметить, что некоторые из этих «белых» пятен размером с крупное государство Западной Европы.

В качестве доказательства правомерности наших оценок степени флористической изученности территорий по картам точечных ареалов широко распространенных видов приведем ареал седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) (рис. 6). Этот вид отсутствует в северной половине Чукотского автономного округа и в континентальных районах Магаданской обл. и Чукотского автономного округа. В южной половине РДВ, в Охотии, на Камчатке в Корякском автономном округе и в южной половине Чукотского автономного округа он встречается регулярно. На рис. 6 заштрихованы районы РДВ, из которых имеются гербарные сборы седмичника, но, кроме того, приведены результаты флористических сборов А. В. Галанина и А. В. Бекович из северной части Корякского нагорья, произведенные ими в период интенсивных флористических и геоботанических исследований в 1993—1997 гг.

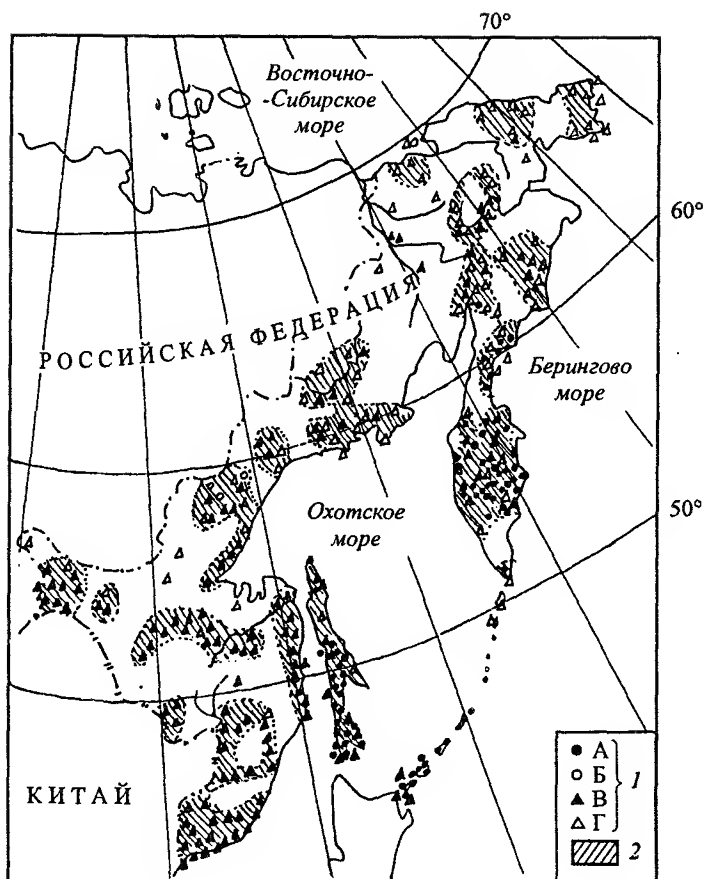


Рис. 5. Ареалы видов берез (А — *Betula ermanii* Cham., Б — *B. alba* L., В — *B. platyphylla* Sukacz., Г — *B. exilis* Sukacz.) в пределах Российского Дальнего Востока.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Отчетливо видно, как «белое» пятно на карте ареала седмичника заметно «почернело» в результате пятилетних флористических исследований.

Карта флористической изученности РДВ, построенная по сумме ареалов порядка 20 широко распространенных видов, приводится на рис. 7. Для более точных измерений возможно построение подобной карты по сумме ареалов всех видов, приводимых в сводке, с помощью базы компьютерных данных. Планируя флористические исследования, ботаники в первую очередь должны обратить свое внимание на незаштрихованные на рис. 7 районы. Что касается Северо-Востока, то за время после выхода сводки были проведены детальные флористические исследования в бассейнах рек Бол. и Мал. Анюи (В. В. Петровский и Т. М. Королева) и в северной части Корякского нагорья (А. В. Галанин и А. В. Беликович), поэтому «белых» пятен на карте флористической изученности региона стало чуть меньше. Любопытно, что, судя по рис. 7, Камчатская обл. и Корякский автономный округ во флористическом отношении изучены значительно меньше, чем Чукотский автономный округ и Магаданская обл., хотя Камчатку ботаники начали изучать значительно раньше, еще в XVIII столетии. Это обстоятельство можно объяснить только тем, что Чукотка и Колымское нагорье отрабатывались специалистами, вооруженными современными средствами передвижения и методом конкретных флор А. И. Толмачева (1974). Традиционные же методы сбора гербария путешественниками по ходу постоянного

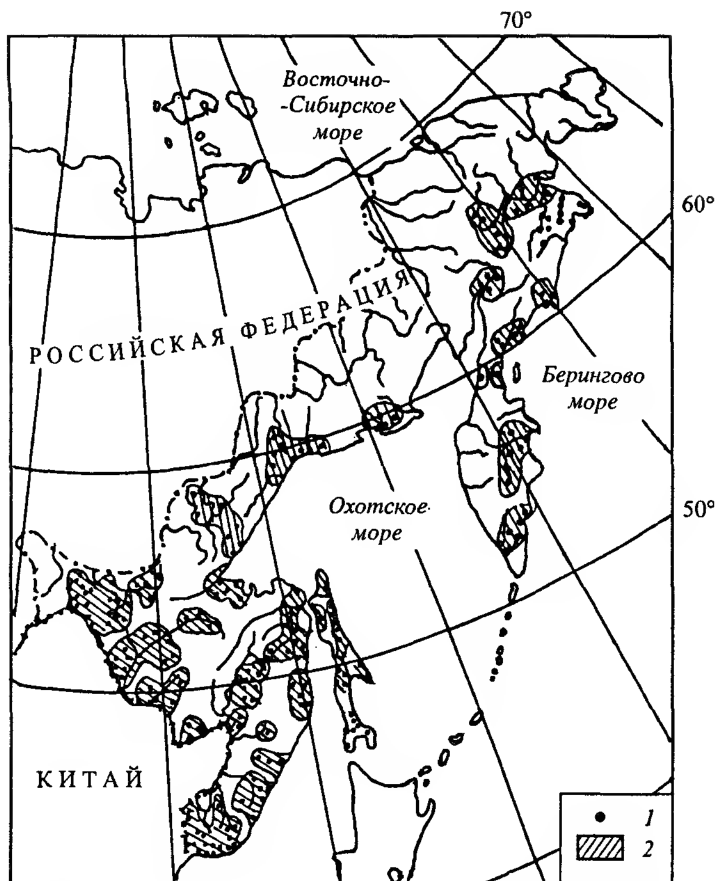


Рис. 6. Ареал седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) в пределах Российского Дальнего Востока.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

движения экспедиции, которыми пользовались ботаники до 50-х годов XX в., для выявления флоры значительно менее эффективны.

Наше сообщение должно предостеречь тех ботаников, которые, используя сводку «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», сравнивают списки видов сосудистых растений огромных флористических районов, выделенных при ее составлении для описания географического распространения видов. По результатам формального расчета мер флористического сходства или мер включения одной флоры в другую они пытаются проводить флористическое районирование РДВ. Это, на наш взгляд, некорректно по 2 причинам: 1) выделенные в сводке районы несоизмеримы по площади; 2) степень флористической изученности этих районов очень разная и колеблется от 10 до 95 %. Например, флористических данных по Нюкжинскому району явно недостаточно, чтобы сравнивать его с другими районами. Почти не представлен флористическими сборами Амгунский район. В его пределах «белых» флористических пятен значительно больше, чем «серых». Почти сплошное белое пятно на карте ареалов большинства видов сосудистых растений представляют Североохотский флористический подрайон Охотского района и Западнокамчатский флористический подрайон Камчатского района. Явно недостаточно для подобных сравнений исследован Анюйский флористический район.

Подобные попытки тем более удивительны, что уже в 1930-е годы появились блестящие работы А. И. Толмачева (1931), доказавшие некорректность сравнения

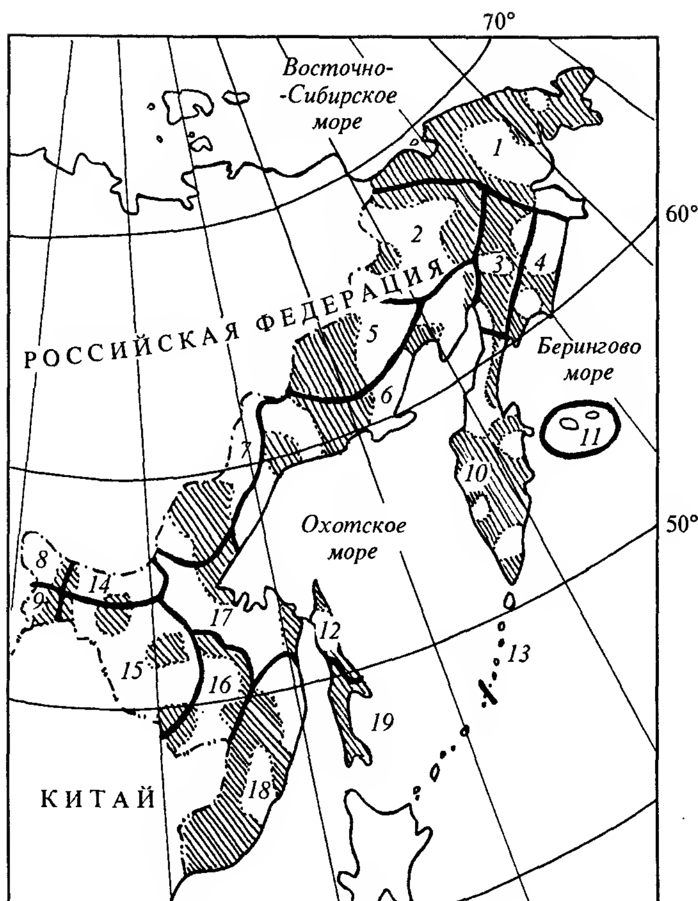


Рис. 7. Карта флористической изученности Российского Дальнего Востока по сумме 20 широко распространенных видов.

Сплошными линиями разграничены флористические районы: *1* — Чукотский, *2* — Анюйский, *3* — Анадырско-Пенжинский, *4* — Корякский, *5* — Колымский, *6* — Охотский, *7* — Алданский, *8* — Нюкжинский, *9* — Даурский, *10* — Камчатский, *11* — Командорский, *12* — Северо-Сахалинский, *13* — Северо-Курильский, *14* — Верхне-Зейский, *15* — Нижне-Зейский, *16* — Буреинский, *17* — Амгунский, *18* — Уссурийский, *19* — Южно-Сахалинский, *20* — Южно-Курильский. Заштрихованы территории, флористически хорошо изученные.

флор несоизмеримых по площади территорий, даже если они достаточно полно выявлены. Для целей выявления и анализа флористических градиентов в пределах РДВ корректнее сравнивать флоры небольших территорий (порядка 100 × 100 км), выбранные там, где флористическая изученность высокая. Выделив на картах ареалов видов в соответствующем масштабе эти квадраты, необходимо для каждого из них составить список видов (локальную флору), включив в нее по сводке все виды, зарегистрированные в этом квадрате.

На наш взгляд, анализируемая здесь сводка в первую очередь ценна не тем, что по ней можно выявлять флористические градиенты в пределах РДВ, а тем, что по ней можно выявить общее таксономическое разнообразие сосудистых растений, составить представление о распространении на РДВ конкретных видов и оценить степень флористической изученности районов, выделив «белые» флористические пятна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л. Т. 1—4. 1985—1989; Л.; СПб. Т. 5—7. 1991—1995.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористического исследования. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Русск. бот. общ-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 3—18.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1994. 244 с.

SUMMARY

An analysis of point areas of plant species, widely spread in Russian Far East, that were published in the multivolume series «Vascular plants of Russian Far East» (ed. S. S. Kharkevitch. 1985—96) is presented. The number of collections of these species as a rule corresponds to the degree of floristic exploration of the territory.

УДК 632.15(543.42)—582.345.186(576.31) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© О. В. Яковлева,[1]* А. А. Бузников,[2] А. А. Паутов,[3] Е. Н. Андреева,[1] Т. К. Юрковская,[1] Н. В. Алексеева-Попова[1]

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *HYLOCOMIUM SPLENDENS* (*HYLOCOMIACEAE*, MUSCI) — ИНДИКАТОРА ЗАГРЯЗНЕНИЯ ЛЕСОВ КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА

O. V. YAKOVLEVA, A. A. BUZNIKOV, A. A. PAUTOV, E. N. ANDREJEVA, T. K. YURKOVSKAYA, N. V. ALEXEEVA-POPOVA. THE MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF *HYLOCOMIUM SPLENDENS* (*HYLOCOMIACEAE*, MUSCI) AS THE POLLUTION DEGREE INDICATOR OF KARELIAN ISTHMUS FORESTS

[1] Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] С.-Петербургский государственный электротехнический ун-т
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 5
[3] С.-Петербургский государственный ун-т. Биологический научно-исследовательский ин-т
198504 С.-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, 2

Получено 14.12.2000

Дано описание строения гаметофита *Hylocomium splendens* в условиях Карельского перешейка. Рассмотрен вопрос о структурных изменениях мха при накоплении в нем ряда химических элементов. Приведены содержание 9 химических элементов и величины коэффициентов спектральной яркости 13 длин волн.

Ключевые слова: *Hylocomium splendens*, морфология, анатомия, изменчивость, содержание химических элементов, коэффициенты спектральной яркости.

Мох *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. — циркумполярный арктобореальный вид, обладает высокой чувствительностью к атмосферному загрязнению (Андреева, 1990). Он широко используется в Скандинавских странах как индикатор загрязнения воздушной среды тяжелыми металлами (Rühling et al., 1992). Работа посвящена изучению морфолого-анатомического строения *H. splendens* в лесах Карельского перешейка (Ленинградская обл.), а также рассмотрению структурных изменений, происходящих при накоплении различных химических элементов.

Большой вклад в организацию исследования внесла безвременно ушедшая из жизни Ирина Ивановна Паянская-Гвоздева, памяти которой мы посвящаем эту статью.

Материал и методы исследования

Материал собран в октябре 1992 г. в нормально увлажненных сосновых зеленомошных лесах Карельского перешейка методом тестовых площадей (ТП).

Величина ТП соответствовала стандартным размерам при описании лесных фитоценозов (20×20 м). При выборе ТП подбирали участки, по возможности максимально выравненные в отношении растительного покрова (в том числе по степени сомкнутости древостоя), почв, увлажненности и освещенности, характеристик рельефа. Участки располагались на элювиальных или транзитно-элювиальных позициях по линии от С.-Петербурга до границы с Финляндией и вдоль границы. Расположение тестовых площадей показано на карте (рис. 1).

Все участки расположены в пределах южной тайги, в основном в ее северной полосе, в которой наряду с южнотаежными типами леса встречаются среднетаежные (Юрковская, Паянская-Гвоздева, 1993). В целом состояние фитоценозов на тестовых площадях можно оценить как хорошее, хотя уже с некоторыми признаками антропогенного влияния (небольшое снижение жизненности видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, сокращение количества эпифитных лишайников, незначительное количество некрозов и хлорозов на иглах елей, сосен и можжевельника).

На каждой ТП были выделены площадки (1 × 1 м) с доминированием *H. splendens* и незначительным участием черники и брусники, которые располагались на вырав-

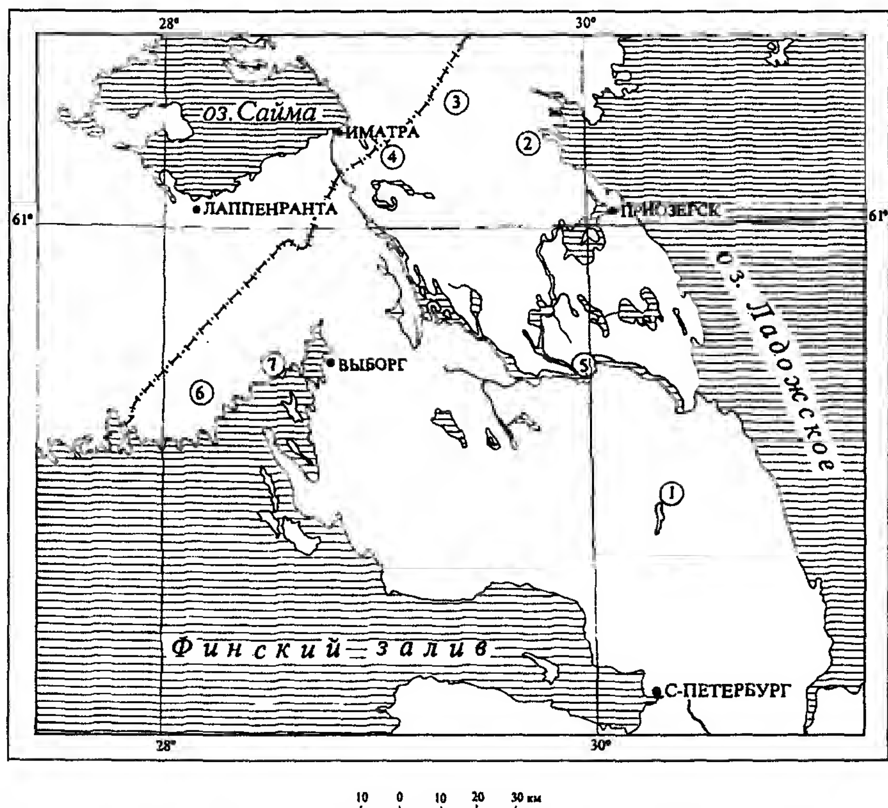


Рис. 1. Расположение тестовых участков.

ТП 1 — окр. пос. Васкелово; ТП 2 — пос. Куликово; ТП 3 — пос. Риитала; ТП 4 — пос. Топольки; ТП 5 — пос. Лосево; ТП 6 — пос. Кондратьево; ТП 7 — пос. Большое Поле.

ненных участках нанорельефа. Во время сбора материала и до него стояли облачные дни с кратковременными осадками в виде дождя и ночными заморозками, температура днем в районе исследования не поднималась выше 7—10 °С.

С модельных ТП для анализа отбирали по 100 стебельков (гаметофитов) *H. splendens*. Описывали их морфологическое строение и определяли возраст. Исследование поверхности стеблевых листьев 1-, 2-, 3-летних побегов *H. splendens* проводили с использованием сканирующего электронного микроскопа JSM 35. Анатомию листьев изучали с помощью просвечивающего электронного микроскопа (ТЭМ) Tesla BS-500. Для исследования брали средние части веточек прироста текущего года. Материал фиксировали по общепринятой методике 3 %-м раствором глутарового альдегида и 2 %-м раствором четырехокиси осмия. Обезвоживание проводили в серии растворов ацетона возрастающих концентраций (от 30 до 100 %). Обезвоженный материал заключали в смесь эпона и аралдита. Ультратонкие срезы приготавливали на ультрамикротоме Ultracut-E. Срезы окрашивали (контрастировали) лимоннокислым свинцом в течение 5 мин. Изучали поперечные срезы листьев. На негативах, полученных с помощью ТЭМ, измеряли диаметр клеток, толщину клеточных стенок, длину и ширину хлоропластов. Для каждой тестовой площади проводили по 25 измерений. На фотографиях определяли парциальный объем цитоплазмы (включающей в себя митохондрии, рибосомы, ядра, цистерны эндоплазматической сети и т. д.), хлоропластов, электронно-прозрачных включений (табл. 1). Парциальный объем, выраженный в процентах от общего объема поперечного среза клетки, определяли точечным методом, подробно описанным А. М. Силаевой и А. В. Силаевым (1979). Для каждого варианта производили по 50 измерений (Мирославов, Яковлева, 1983).

В отобранных образцах мха атомно-абсорбционным методом на спектрометре AAS-1N в пламени ацетилен/воздух определяли содержание 9 химических элементов (СХЭ). Относительные отклонения при Р = 95 % не превышали 2 % для Са, К, Mg, для микроэлементов — 5 %. Определяемые химические элементы перечислены в табл. 1.

С помощью спутникового спектрографа PCC-3 на тестовых площадях проводили измерения коэффициентов спектральной яркости в спектральной области 400—690 нм (КСЯ). Оно осуществлялось на расстоянии 1—1.5 м от исследуемого объекта в условиях сплошной облачности в интервале времени с 9 до 17 ч. Микрофотометрирование спектрограмм осуществляли с шагом 16—17 нм. Длины волн, для которых определяли КСЯ, приводятся в табл. 1. Точность измерения яркости 10 %. Данный метод используется для оценки загрязнений наземных экосистем, так как содержание поллютантов в растениях оказывает влияние на спектры отражения (Бузников и др., 1995, 1998). В настоящее время имеется насущная необходимость в расширении круга объектов, на которых был бы опробован данный подход. Возможности метода и приборная база подробно описаны в литературе (Бузников, Орлов, 1980; Бузников и др., 1995, 1998).

Результаты и обсуждение

Для *H. splendens* характерно этажное расположение годичных побегов (рис. 2, *а*). Верхние части годичных побегов единожды-трижды перисто ветвятся. В зеленомошных сосняках каждый гаметофит обычно представлен 4—6-годичными побегами (этажами), остальные, если они имеются, находятся на разных стадиях отмирания и разложения. Наименьшее число разновозрастных побегов отмечено у мхов из ТП 1, 5.

Годичный побег в верхней его части ветвится и несет ветви — побеги II, III и IV порядков (рис. 2, *а*, *б*). Веточки IV порядка образуются у *H. splendens* не всегда и обнаруживаются на разновозрастных побегах. Наиболее сильное их развитие обнаружено у образцов из ТП 3, 4, 5.

ТАБЛИЦА 1

Характеристики *Hylocomium splendens* из разных мест произрастания

Параметры	Точки сбора материала						
	ТП 1	ТП 2	ТП 3	ТП 4	ТП 5	ТП 6	ТП 7
Морфологические							
Число годичных побегов (этажей) у особей	2(3)	4(5)	4	4—5	3—4	4(5)	4(5)
Варианты образования годичных побегов	1. Обычное (этажное). 2. Преобразование веточек II порядка, расположенных в основании обветвленной части побега, в этаж	Обычное (этажное)	1. Обычное (этажное). 2. Пропуск отдельных годичных приростов	1. Обычное (этажное). 2. Пропуск отдельных годичных приростов. 3. Преобразование верхушечной веточки II порядка в этаж	1. Обычное (этажное). 2. Преобразование веточек II порядка, расположенных в основании обветвленной части побега, в этаж	Обычное (этажное)	Обычное (этажное)
Наличие веточек IV порядка на разновозрастных побегах[1]	1 — есть	1 — нет; 2 — есть	1—4 — есть	1 — нет; 2—5 — есть	1 — нет; 2, 3 — есть	1, 2 — есть	—
Наличие папилл (П) у клеток листьев 1—3-летних побегов[2]	—	Отсутствуют	1, 2 — П	2, 3 — П	2, 3 — П	—	1, 2 — П
Анатомические							
Число слоев в клеточных стенках	2	2	2	2	2	2	2
Диаметр клеток, мкм	6.19 ± 0.18	5.98 ± 0.22	5.75 ± 0.09	5.78 ± 0.09	6.60 ± 0.18	5.07 ± 0.18	6.73 ± 0.26
Толщина клеточных стенок, мкм	1.40 ± 0.06	1.22 ± 0.04	1.16 ± 0.05	1.24 ± 0.04	0.73 ± 0.04	1.09 ± 0.04	0.81 ± 0.04
Толщина межклеточных перемычек на поперечном срезе	4.96 ± 0.09	4.53 ± 0.10	4.77 ± 0.11	4.72 ± 0.06	3.94 ± 0.04	4.32 ± 0.06	4.23 ± 0.09
Размеры хлоропластов (длинная ось) на поперечном срезе, мкм	2.19 ± 0.06	2.40 ± 0.09	2.18 ± 0.08	2.24 ± 0.09	2.16 ± 0.07	2.37 ± 0.07	2.83 ± 0.09
Размеры хлоропластов (короткая ось) на поперечном срезе, мкм	0.68 ± 0.02	0.65 ± 0.02	0.69 ± 0.022	0.65 ± 0.02	0.75 ± 0.02	0.69 ± 0.02	1.06 ± 0.04

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Параметры	Точки сбора материала						
	ТП 1	ТП 2	ТП 3	ТП 4	ТП 5	ТП 6	ТП 7
Парциальный объем хлоропластов, %	40.64 ± 0.91	41.79 ± 1.21	38.70 ± 0.76	41.59 ± 1.11	46.74 ± 1.67	42.96 ± 0.89	66.20 ± 0.75
Парциальный объем цитоплазмы, %	24.04 ± 0.88	23.19 ± 0.92	24.22 ± 0.93	26.81 ± 0.88	18.27 ± 1.00	16.68 ± 0.66	24.51 ± 1.06
Парциальный объем ЭПВ, %	35.32 ± 0.87	35.03 ± 1.53	37.06 ± 1.40	31.60 ± 1.18	34.99 ± 1.22	40.35 ± 0.84	9.25 ± 0.94
Химические элементы	Содержание[3]						
K	5.98	4.87	5.49	6.70	6.60	5.02	5.52
Ca	1.82	1.67	1.65	2.08	2.20	2.08	2.10
Mg	0.066	0.057	0.069	0.069	0.074	0.066	0.061
Zn	40.5	39.0	46.0	56.0	45.0	57.5	40.0
Mn	221	300	295	225	500	198	201
Fe	655	550	438	340	400	462	560
Cu	8.46	5.48	6.00	5.50	6.80	4.60	5.30
Pb	10.20	8.70	10.10	10.2	7.80	7.96	9.60
Ni	0.00	3.80	4.70	4.00	3.92	3.78	3.50
Длины волн, нм	Коэффициенты спектральной яркости (отражения)						
400	0.048	0.058	0.055	0.06	0.051	0.057	0.071
435	0.061	0.072	0.072	0.062	0.052	0.06	0.094
450	0.066	0.095	0.082	0.067	0.056	0.066	0.101
465	0.083	0.099	0.104	0.091	0.071	0.083	0.11
485	0.094	0.108	0.116	0.1	0.083	0.112	0.111
500	0.115	0.141	0.128	0.117	0.111	0.145	0.114
550	0.234	0.355	0.349	0.323	0.352	0.323	0.296
585	0.211	0.296	0.322	0.297	0.324	0.269	0.215
600	0.178	0.261	0.320	0.295	0.337	0.242	0.204
620	0.139	0.201	0.305	0.306	0.311	0.218	0.194
635	0.111	0.171	0.313	0.307	0.275	0.211	0.236
670	0.097	0.144	0.255	0.232	0.233	0.215	0.247
685	0.085	0.132	0.275	0.245	0.233	0.23	0.283

Примечание. [1, 2] — цифры обозначают возраст побегов, на которых имеются веточки IV и соответственно разных порядков; [3] — содержание химических элементов: K, Co, Mg — % от сухой массы; Zn, Mn, Fe, Cu, Pb, Ni — мг/кг сухой массы.

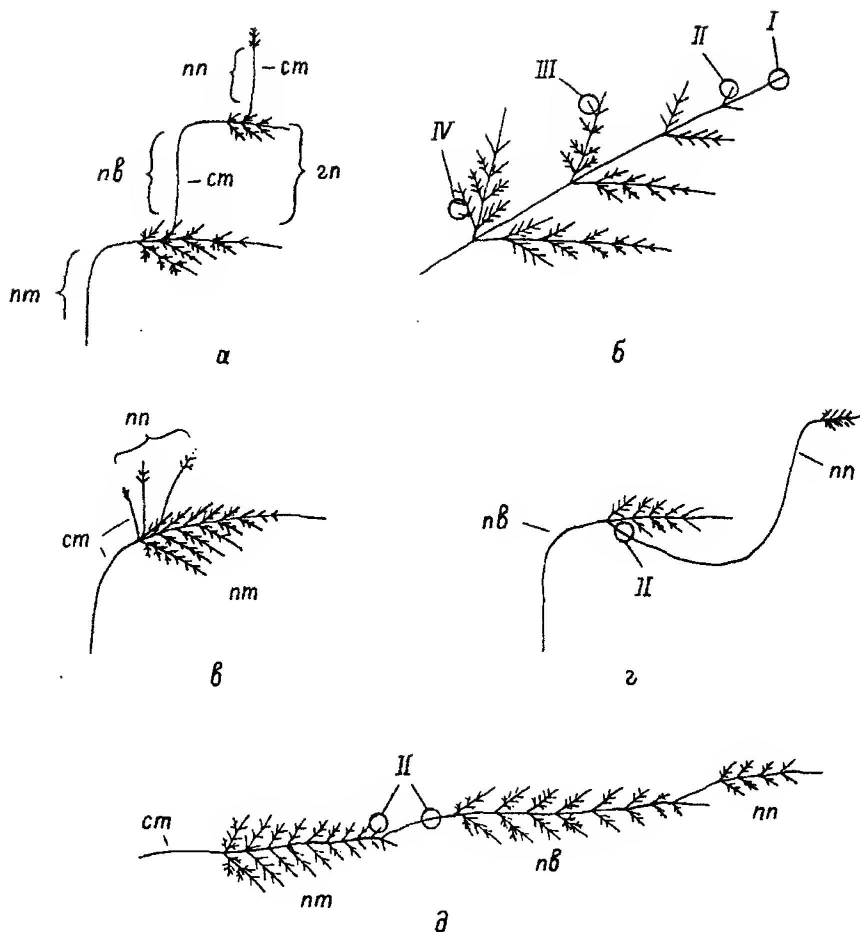


Рис. 2. Схемы ветвления годичных побегов *Hylocomium splendens*.

а — этажное (обычное); *б* — схема ветвления побега; *в* — ветви текущего года на побеге 3-летнего возраста; *г* — образование этажа одной из первой пары ветвей II порядка; *д* — образование годичного побега из верхушечной пары ветвей II порядка. *гп* — годичный побег (этаж), *пв* — побег 2-го года, *пп* — побег 1-го года, *пт* — побег 3-го года, *ст* — стебель. *I* — стебель (побег I порядка), *II—IV* — веточки (побеги соответствующих порядков).

Образование новых этажей может происходить по-разному. Обычно побег следующего года развивается приблизительно посередине обветвленной части стебля предыдущего года. Как правило, новые побеги (1—2) возникают ежегодно, образуя этаж следующего года (рис. 2, *а*). Однако в некоторые годы новые этажи не образуются, и молодые побеги развиваются только через 1—2 года, закладываясь скученно, по 2—3 (рис. 2, *в*). Такой пропуск годичных приростов обнаружен в пробах из ТП 3, 4.

В некоторых случаях на побеге прошлого года начинает разрастаться одна из первой пары веточек II порядка, которая и преобразуется в ось I порядка и образует этаж следующего года (рис. 2, *г*). Этот вариант образования годичных побегов встречен в пробах из ТП 1, 5.

На ТП 4 выявлено несколько морфологических вариаций роста. Помимо особей с пропуском годичных приростов в пробах обнаружены образцы, у которых новый годичный побег формируется за счет одной последней (верхушечной) веточки II порядка (а не первой пары, как было описано выше). Основной особенностью данной морфологической вариации роста является то, что новые побеги не образуют

ТАБЛИЦА 2

Ряды по убыванию измеренных параметров в тестовых точках

Признаки	Точки сбора материала, ТП						
Размеры клеток	7	5	1	2	4	3	6
Толщина клеточных стснок	1	4	2	3	6	7	5
Толщина межклеточных перемычск	1	3	4	2	6	7	5
Размеры хлоропластов (длинная ось)	7	2	6	4	1	3	5
Размеры хлоропластов (короткая ось)	7	5	3=6	1	2=4		
Парциальный объсм хлоропластов	7	5	6	2	4	1	3
Парциальный объем цитоплазмы	4	7	3	1	2	5	6
Парциальный объем ЭПВ	6	3	1	2	5	4	7
Ионы K^+	4	5	1	7	3	6	2
Ионы Ca^{2+}	5	7	4=6	1	3	2	
Ионы Mg^{2+}	5	3=4	6	1	7	2	
Ионы Zn^{2+}	6	4	3	5	1	7	2
Ионы Mn^{2+}	5	2	3	4	1	7	6
Ионы Fc^{3+}	1	7	2	6	3	5	4
Ионы Cu^{2+}	1	5	3	4	2	7	6
Ионы Pb^{2+}	1=4	3	7	2	6	5	
Ионы Ni^{2+}	3	4	5	2	6	7	
КСЯ 400	7	4	2	6	3	5	1
КСЯ 435	7	2	3	4	1	6	5
КСЯ 450	7	2	3	4	1=6	5	
КСЯ 465	7	3	2	4	1	6	5
КСЯ 485	3	6	7	2	4	1	5
КСЯ 500	6	2	3	4	1	7	5
КСЯ 550	2	5	3	4	6	7	1
КСЯ 585	5	3	4	2	6	7	1
КСЯ 600	5	3	4	2	6	7	1
КСЯ 620	5	4	3	6	2	7	1
КСЯ 635	3	4	5	7	6	2	1
КСЯ 670	3	7	5	4	6	2	1
КСЯ 685	7	3	4	5	6	2	1

отдельного этажа, а продолжают развиваться в плоскости предыдущего, образуя стелющуюся форму (рис. 2, *д*). Такая форма роста распространена у арктических и высокогорных растений (Mårtensson, 1956).

Проведенное исследование показало, что *H. splendens* пластичен в отношении реализации того или иного варианта образования годичных приростов и зависит от условий обитания. Это согласуется с экспериментальными данными, полученными в работе G. D. Brumelis и H. Brown (1997).

Пластинка веточного листа *H. splendens* состоит из одного слоя слабоизвилистых толстостенных прозенхимных клеток. Выступы клеточных стенок образуют мамиллозную структуру поверхности листа (табл. I, *1—3*, *6*). Вблизи верхушки листа (как на внешней, так и на внутренней его поверхности) у клеток имеются острые и тупоконические папиллозные утолщения (табл. I, *3*). Папиллозность более развита на внешней стороне листа. Наибольшее развитие папиллозности отмечено у 2—3-летних побегов образцов, собранных на ТП 3, 4, 5.

При изучении поверхности листьев в клеточных стенках особей из ТП 4, 5, 7 были обнаружены отверстия-поры (табл. I, *3*, *4*, *5*). Вероятно, именно они обеспе-

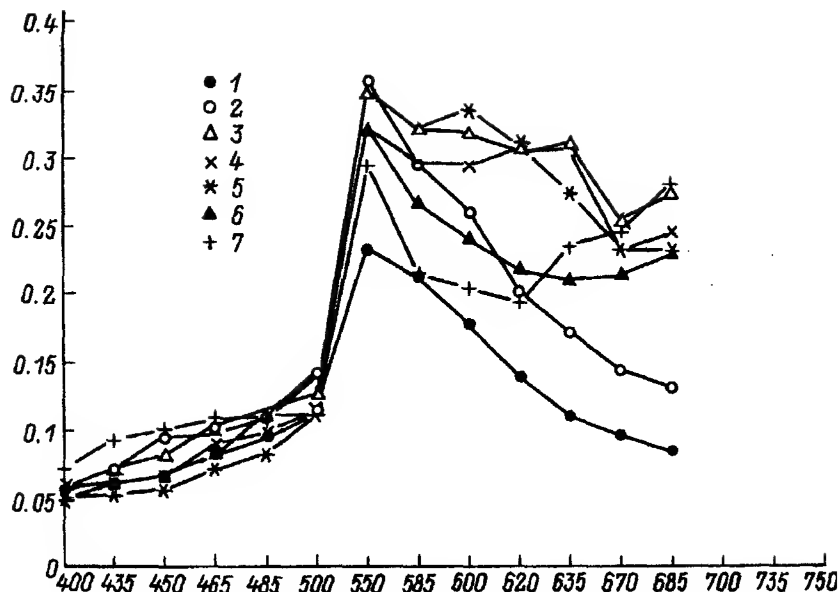


Рис. 3. Спектры отражения *Hylocomium splendens*.

1—7 — номера тестовых площадей. По оси ординат — значения коэффициента спектральной яркости, выраженные как отношение отраженного света к падающему; по оси абсцисс — длины волн в нм.

чивают капиллярные свойства клеточных стенок отдельных клеток мха. Считается, что пористость клеточных стенок помогает мхам, лишенным корней, регулировать водный баланс (Haberlandt, 1924; Абрамов, Абрамова, 1978; Гарибова и др., 1978).

Как уже отмечалось, листовая пластинка мха состоит из одного слоя клеток (табл. I, *6*). На поперечных срезах клетки листа имеют, как правило, довольно толстые (немногим более 1 мкм), обычно 2-слойные клеточные стенки (табл. I, *6*). На их поверхности находится бахрома из электронно-плотного материала, вероятно пектиновой природы (табл. I, *7*; II, *1*). Здесь нередко обнаруживаются микроорганизмы (табл. I, *8*). На срезе клетки можно видеть 1—2 хлоропласта (табл. II, *4*, *6*), митохондрии, ядро, осмиофильные глобулы (табл. II, *2*, *4*) и включения (ЭПВ), которые в электронном микроскопе имеют вид электронно-прозрачных полостей (табл. I, *6*, *8*; II, *1—3*). Природа ЭПВ пока остается не ясной. В работах, выполненных с применением ТЭМ, о них не упоминается (Wells et al., 1987). В хлоропластах хорошо развита тилакоидная система (табл. II, *1—6*), имеются пластоглобулы (табл. II, *1*, *3*, *5*, *6*) и крахмальные зерна (табл. II, *3*). В хлоропластах листьев иногда встречаются одиночные округлые светлые образования, окруженные мелкими осмиофильными глобулками (табл. II, *5*). Вполне вероятно, что эти образования представляют собой пиреноиды. Вакуоль, как правило, отсутствует.

Растения, произрастающие на различных ТП, могут достаточно сильно различаться по некоторым из перечисленных признаков (табл. 1). Это позволяет выделить для ряда из них специфические черты строения. Так, самые тонкие клеточные стенки и межклеточные перемычки свойственны мхам с ТП 5, толстые — с ТП 1. Хлоропласты (размеры, парциальный объем) достигают максимального развития в ТП 7. На этой же ТП очень низок парциальный объем ЭПВ, а листья сложены наиболее крупными клетками и т. д. (табл. 1, 2).

Сведения по накоплению химических элементов в изученных образцах приведены в табл. 1 и 2. Согласно A. Mäkinen (1987), количество элементов в образцах находится в пределах фоновых содержаний металлов в *H. splendens*. По другим оценкам (Melsted, 1973, по: В. Б. Ильин, 1991), их содержание в отдельных точках выше нормального для растений из незагрязненных местообитаний.

Содержание микроэлементов в образцах варьирует в широких пределах (табл. 1). Прежде всего это касается Fe, Mn, Mg. В ряде случаев количество микроэлементов более или менее резко отклоняется лишь в отдельных точках (Cu). Особенно выделяются ТП 1, 5. На 1-й идет активное накопление Fe, Cu, Pb. Содержание Fe здесь на 15—48 % выше, чем в остальных точках (больше 650 мг/кг сух. вещества), Cu — на 20—46 % (около 8.5 мг/кг). Именно в этой точке отмечено максимальное количество свинца (более 10 мг/кг). На ТП 5 наиболее интенсивно аккумулируются другие микроэлементы — Ca, Mg, Mn. Содержание Mn на 40—60 % больше, чем в прочих точках. Характерной особенностью минерального состава мха является высокий уровень K.

Полученные кривые коэффициентов спектральной яркости (КСЯ) имеют 1 максимум (рис. 3), который находится в зоне максимального отражения ФАР зеленым листом (Шульгин, 1973). Наибольшие расхождения между ТП отмечены в диапазоне волн от 550 до 685 нм. В диапазоне 400—500 нм они были незначительны. Можно видеть, что в диапазоне более коротких волн несколько выше значения КСЯ в ТП 7, ниже — в ТП 5 (рис. 3; табл. 2). В диапазоне же волн 550—685 нм минимальные значения КСЯ наблюдаются в ТП 1, высокие чаще свойственны ТП 3, 4, 5.

H. splendens свойственно этажное расположение разветвленных олиственных побегов. Пластинка листа сложена одним слоем клеток и имеет сложный рельеф поверхности. Клетки содержат ядро, хлоропласты с хорошо развитой тилакоидной системой, митохондрии, осмиофильные глобулы, включения, имеющие вид электронно-прозрачных полостей, и др. При таком общем плане строения мха на изученной территории наблюдается значительный структурный полиморфизм, который затрагивает как внешний облик растений, так и ультраструктуру клеток листьев. Первое проявляется в нарушениях ритмичности в образовании годичных побегов, в наличии у растений разного числа жизнеспособных годичных побегов, в образовании стелющихся форм. Второе — в размерах клеток и их отдельных элементов, степени развития складчатости поверхности и др.

Наличие отмеченных различий может быть связано как с генотипической, так и модификационной изменчивостью. Определенное значение имеет, вероятно, накопление в растениях металлов. В пользу этого свидетельствует несколько фактов. Во-первых — повышенная чувствительность *H. splendens* к накоплению ряда микроэлементов; во-вторых — наличие существенных различий между образцами из разных точек по содержанию в них микроэлементов; в-третьих — наиболее резкие уклонения в строении наблюдаются в самых контрастных по содержанию микроэлементов образцах.

Так, отчетливо выраженное накопление Fe, Cu, Pb наблюдали в ТП 1. Произрастающие здесь растения отличаются толстой клеточной стенкой и межклеточной перемычкой. Следует отметить, что, согласно литературным данным, свинец накапливается в основном в клеточных стенках (Malone et al., 1974; Zimdahl, 1976; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989) и при значительном избытке выявляется в виде электронно-плотных частиц (Gullvåg et al., 1974). Другой точкой, где мхи также интенсивно аккумулируют микроэлементы, является ТП 5. Однако их набор здесь совершенно иной — Ca, Mg, Mn. Иное и строение клеток у листьев, произрастающих на данной площадке растений. Они отличаются достаточно крупными размерами, наиболее тонкими клеточными стенками и межклеточными перемычками. Как известно, Ca участвует в стабилизации мембран (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). В связи с этим интересно отметить наличие у образцов из ТП 5 в периплазматическом пространстве мембранных структур, а не слизи. В пользу того, что именно растения из ТП 1, 5 находятся в отличающихся экологических условиях, свидетельствует и наличие у них наименьшего числа разновозрастных годичных побегов. Сокращение этого показателя является, по наблюдениям А. В. Домбровской и Р. Н. Шлякова (1967), свидетельством экологического стресса. Наиболее же благоприятная ситуация, судя по полученным данным, сложилась в ТП 7 (среднее содержание микроэлементов, большое число разновозрастных побегов, самые крупные клетки и хлоро-

пласты, минимальный парциальный объем ЭПВ, которые могут быть местом аккумуляции ряда микроэлементов, поскольку некоторые из них, по данным Кабата-Пендиас и Пендиас (1989), образуют нерастворимые комплексы в зрелых клетках). Однако следует отметить, что уровень наиболее токсичных элементов (Cu, Ni, Pb) в образцах *H. splendens* на Карельском перешейке соответствует фоновым содержаниям для Скандинавии (Rühling et al., 1992).

Использование для целей биоиндикации коэффициентов спектральной яркости (КСЯ) показало, что их величина в ряде случаев скоррелирована с набором и количеством аккумулируемых в растительных образцах микроэлементов и сопряженных с ними структурных изменений. Так, накопление Fe, Cu, Pb и происходящее при этом увеличение толщины клеточных стенок и межклеточных перемычек скоррелировано с резким снижением КСЯ в диапазоне волн 550—685 нм. При аккумуляции же Ca, Mg, Mn, сопровождаемой утоньшением клеточных стенок и межклеточных перемычек, происходит устойчивое снижение КСЯ в диапазоне 435—500 нм и, напротив, наблюдается тенденция к увеличению этого показателя для некоторых длин волн в диапазоне 550—685 нм. Однако во втором случае отличие КСЯ от коэффициентов в других точках, где растения имеют иное строение и накопление микроэлементов, незначительно. Это указывает на наличие определенных трудностей для использования только значений КСЯ в биоиндикационных исследованиях. Для их преодоления необходимо определить весь перечень факторов, непосредственно влияющих на коэффициенты спектральной яркости. Среди них конкретные морфолого-анатомические и физиологические особенности растений, их возрастные и сезонные изменения, способность к накоплению тех или иных микроэлементов и др.

Благодарности

В течение 1995 и 1996 гг. работы в данном направлении поддерживались фондом ГНТП по биоразнообразию, а также выполнялись в рамках научной программы «Университеты России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Класс листостебельные мхи, или мхи, или бриопсиды (*Bryopsida*, или *Musci*) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 75—96.

Андреева Е. Н. Анатомо-морфологические аспекты реакции мхов на загрязнение // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского п-ова. Л., 1990. С. 131—133.

Бузников А. А., Виролайнен А. В., Андреев М. В., Алексеева-Попова Н. В., Беляева А. И. Влияние тяжелых металлов на спектры отражения сосудистых растений // Оптический журнал. Таллин, 1998. Т. 65. № 5. С. 93—97.

Бузников А. А., Лахтанов Г. А., Алексеева-Попова Н. В., Паянская-Гвоздева И. И. и др. Исследование спектров отражения индикаторных мхов // Исследование земли из космоса. Таллин, 1995. № 2. С. 37—45.

Бузников А. А., Орлов В. М. Ручной спутниковый спектрограф РСС-3 для спектрографирования Земли // Тр. XI Всесоюзн. совещ. по актинометрии. Ч. II. Приборы и методы наблюдений. Таллин, 1980. С. 131—134.

Гарибова Л. В., Дундин Ю. К., Коптяева Т. Ф., Филин В. Р. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. М., 1978. 365 с.

Домбровская А. В., Шляков Р. Н. Лишайники и мхи севера европейской части СССР. Л., 1967. 182 с.

Ильин В. Б. Тяжелые металлы в системе почва-растение. Новосибирск, 1991. 151 с.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989. 439 с.

Мирославов Е. А., Яковлева О. В. Структура хлоропластов мезофилла некоторых представителей флоры Крайнего Севера // Экология. 1983. № 6. С. 23—29.

Силаева А. М., Силаев А. В. Методы количественного анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // Физиология и биохимия культурных растений. 1979. Т. 11. № 6. С. 547—562.

Шульгин И. А. Растение и солнце. Л., 1973. 251 с.
Юрковская Т. К., Паянская-Гвоздева И. И. Широтная дифференциация растительности вдоль российско-финляндской границы // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 72—98.
Brumelis G. D., Brown H. Movement of metals to new growing tissue in the moss *Hylocomium splendens* (Hedw.) BSG // Ann. Bot. 1997. Vol. 79. P. 679—686.
Gullvåg B. M., Skaar H., Ophus E. M. An ultrastructural study of lead accumulation within leaves of *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. A comparison between experimental and environmental poisoning // J. Bryology. 1974. Vol. 8. Pt 1. P. 117—122.
Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.
Mäkinen A. Use of *Hylocomium splendens* for regional and local heavy metal monitoring around a coal-fired power plant in Southern Finland // Symposia biol. Hungarica, 1987. N 35. P. 777—794.
Malone C., Koeppe D. E., Miller R. J. Localization of lead accumulated by Corn plants // Plant Physiol. 1974. Vol. 53. P. 388—394.
Mårtensson O. Bryophytes of the Tornetrask Area, Northern Swedish Lappland. II. Musci // Kungl. Svenska Vet. Avh. Nat. 1956. N 14. 321 p.
Rühling A., Brumelis G., Goltsova N., Kvietkus K. et al. Atmospheric heavy metal deposition in Northern Europe, 1990 // Nord. 1992. N 12. 41 p.
Wells J. M., McNally S. F., Richardson D. H. S. The effects of arsenate, selenite and distilled water on the physiology and fine structure of *Hylocomium splendens* // J. Bryology. 1987. Vol. 14. P. 551—563.
Zimdahl R. L. Entry and movement in vegetation of lead derived from air and soil sources // J. Air Pollut. Control Assoc. 1976. Vol. 26. P. 655—660.

SUMMARY

A description of *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. gametophyte structure and its variation in plants growing in Karelian Isthmus is given. The content of 9 chemical elements and the value of spectral brightness coefficients in 23 wavelengths are estimated on 7 test areas. Structural changes in the moss due to the accumulation of certain chemical substances are discussed.

УДК 581.82 : 581.544 Бот. журн., 2001 г., т. 86. № 8

© Г. М. Борисовская, М. А. Романова, В. Ю. Шалиско

МОРФОЛОГИЯ ПОБЕГА И ФОРМИРОВАНИЕ СТЕЛЫ *PHEGOPTERIS CONNECTILIS* (*THELYPTERIDACEAE*)

G. M. BORISOVSKAYA, M. A. ROMANOVA, V. Yu. SHALISKO. *PHEGOPTERIS CONNECTILIS* (*THELYPTERIDACEAE*) SHOOT MORPHOLOGY AND STELE DEVELOPMENT

Санкт-Петербургский государственный университет
Поступила 16.12.1999

Исследование динамики развития побега *Phegopteris connectilis* выявило цикличность в заложении и росте его органов. Описано морфолого-анатомическое строение корневища в терминах теории метамерно-модульной организации. На примере сравнения метамеров разного уровня *Phegopteris connectilis* и *Gymnocarpium dryopteris* показана методическая ценность такого подхода для изучения жизненных форм. Выявлено различие в строении элементарного побега и модуля у этих 2 видов, относимых к одной биоморфе. Авторы принимают в качестве структурной единицы побега только элементарный метамер и приводят аргументы в пользу того, что первостепенное значение для структурной организации побега папоротников имеют закономерности его развития, а не периодичность роста органов.
Ключевые слова: морфология побега, формирование стелы, *Phegopteris*.

Эта работа продолжает изучение формирования структуры побега папоротников. По результатам предыдущих исследований строения побега 4 видов папоротников (Романова, 1997; Борисовская, Романова, 1997, 1998, а, б, 1999) определены общие черты в формировании их стелы. Показано, что строение корневища определяется

структурой апикальной меристемы, заложением листа и корня, а также филлотаксисом. Специфичное для отдельных видов расположение тканей в значительной степени обусловлено разной продолжительностью роста междоузлия и связанной с этим протяженностью в коре листового следа. Рост междоузлия в длину происходит до одревеснения трахеид метаксилемы. Взаимосвязь роста корневища и одревеснения метаксилемы описана для *Marsilea quadrifolia* (Василевская, Прокопенко, 1982). Все это указывает на возможную связь развития тканей побега с ритмикой его роста.

Как показано на примере семенных растений, формирование побеговой системы, продолжительность ее роста, цикличность развития ее компонентов составляют характеристику жизненной формы (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1971). Подходы к морфологическому изучению сезонной ритмики семенных растений разрабатываются и в настоящее время (Гатцук, 1974; Шафранова, 1980; Нухимовский, 1997 и др.). В качестве основной единицы при характеристике биоморфы выделяют элементарный побег — часть побеговой системы, которая образуется за один период видимого роста. Он формируется из элементарных метамеров, которые у семенных растений состоят из листа, пазушной почки и нижележащего междоузлия. Вопросы метамерии, как и сама проблема жизненных форм в отношении папоротников, в настоящее время находятся в стадии разработки. Как справедливо отметил А. П. Хохряков (1979), классификация жизненных форм семенных растений неприменима к папоротникам, так как их «предпобеги» принципиально отличаются от побегов семенных отсутствием пазушных почек.

Цель работы — определение цикличности развития побега *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt (*Thelypteridaceae*) морфологическим и анатомическим методами для уточнения характеристики жизненной формы. Изучались ритмика формирования органов корневища *P. connectilis*, сезонная динамика апикальной меристемы и образование из нее тканей и органов побега. Подобные исследования сезонной ритмики развития структуры побега папоротников ранее не проводились.

P. connectilis распространен в умеренных широтах северного полушария в широколиственных, смешанных и тенистых хвойных лесах, особенно с участием ели, ольхи; может расти в долинах рек, среди обломков скал, на горных луговинах и на гольцах (Фомин, 1934). В соответствии с существующей системой жизненных форм папоротников, разработанной Н. И. Шориной (1991, 1993), *P. connectilis* относится к тонкокорневищным акрогенноветвящимся вегетативно подвижным безрозеточным папоротникам.

Сбор участков корневищ *P. connectilis*, имеющих не менее 2 порядков ветвления и не менее 5 междоузлий, и последующие морфологические наблюдения проводились на Карельском перешейке (Ленинградская обл.) ежемесячно в течение 2 вегетационных периодов (1998, 1999 гг.) с начала мая до октября. При морфологических описаниях учитывались следующие признаки: число и размер листовых зачатков, их удаленность от апекса корневища, место появления морфологически различимых придаточных корней, место их ветвления и отмирания (отмирание корневых волосков и корневого чехлика), наличие и степень развития углового листа при ветвлении корневищ.

Для изучения дифференциации тканей в верхушке побега выполнялись серии микротомных срезов толщиной 10 мкм, которые окрашивали гематоксилином по Делафильду (Фурст, 1979). Для изучения строения проводящей системы анализировались тотальные мацерированные препараты корневища.

На основании исследования серий срезов были выполнены объемные схемы строения корневища в зоне узла и в зоне ветвления. Этот же метод использовался для определения филлотаксиса.

P. connectilis обладает длинными, плагиотропными побегами с округлыми или немного сплюснутыми стеблями диам. от 0.5 до 3 мм, залегающими на глубине 2—4 (до 10) см от поверхности почвы. Длина междоузлия относительно постоянна, обычно 8—9 мм, у отдельных особей колеблется от 4—5 мм до 2.5—3 см (рис. 1).

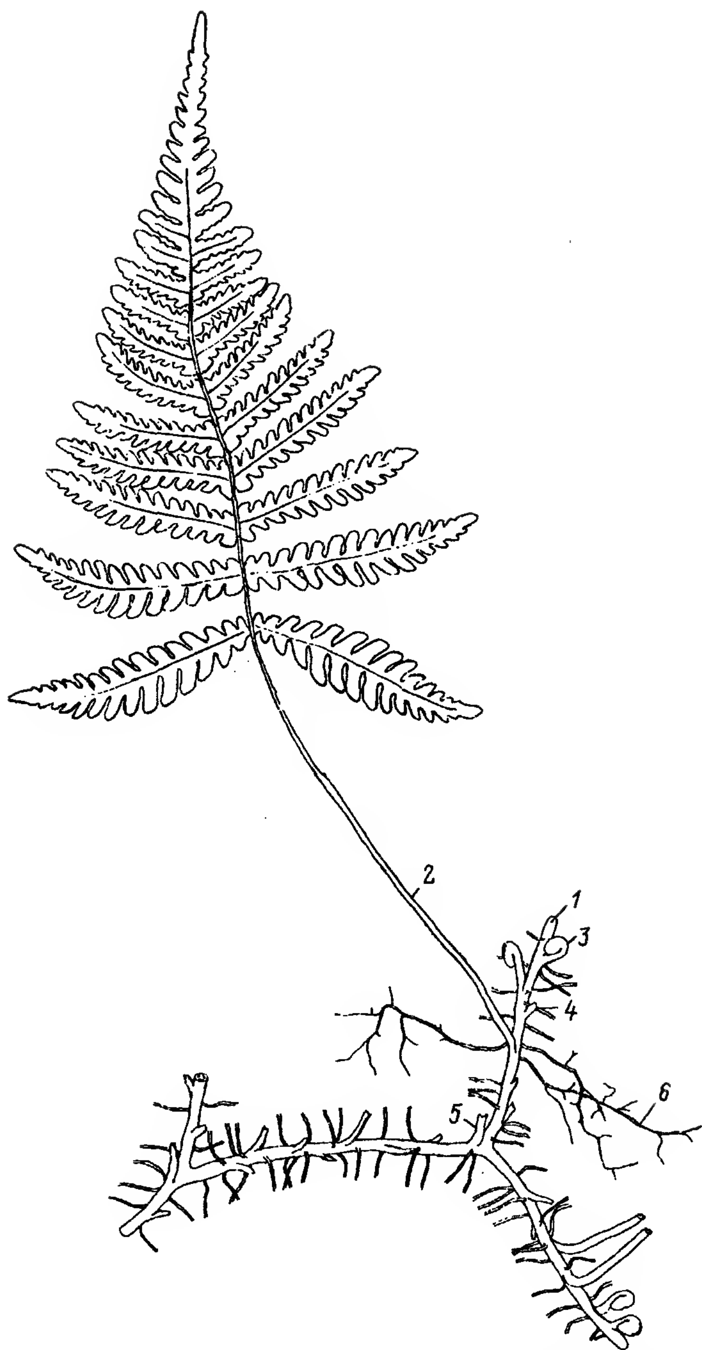


Рис. 1. Морфологическое строение корневища *Phegopteris connectilis*.

1 — верхушка корневища, *2* — вегетирующая вайя, *3* — улиткообразный зачаток вайи, *4* — филлоподий, *5* — отмерший угловой лист, *6* — придаточный корень.

В начале мая над поверхностью почвы появляются вайи. К этому времени вполне сформирован филлоподий; пластинка улиткообразно закручена, а разрастание вайи начинается с роста черешка. Пластинка разворачивается и достигает окончательного размера в течение 10—15 дней. Вегетирующие вайи находятся на расстоянии 2—4 см от верхушки побега. Ближе к апексу, на расстоянии 3—8 мм друг от друга, различимы 2 улиткообразно закрученных листовых зачатка выс. 0.6—1 мм и 1.2—1.5 мм. Вблизи апекса корневища имеется листовой бугорок размером 100—200 мкм. Зачаток следующего листа образуется в конце июня—начале июля. Всего за период вегетации в апикальной меристеме *P. connectilis* закладываются зачатки 2 листьев.

Вегетация *P. connectilis* заканчивается в конце сентября. Вегетировавшие вайи, наиболее удаленная из которых находится на расстоянии до 6 см от апекса, буреют и полегают, к началу следующего вегетационного сезона на их месте остаются филлоподии 0.3—1 см выс. Образованные год назад улиткообразно закрученные зачатки вай достигают размера 2—2.5 см. Рост междоузлия между ними закончен, и оно достигает типичной для взрослого корневища длины. Эти листья будут вегетировать с мая следующего года. Образовавшийся в мае текущего вегетационного сезона листовой зачаток имеет размер 3—4 мм и находится на расстоянии 6—25 мм от апекса. Зачаток листа, который заложился в июле, выс. 0.2—0.5 мм, отстоит от апекса на 2.5—5 мм. Длина междоузлия между ними составляет 4—6 мм.

Таким образом, от момента заложения до появления на поверхности 1-го из 2 ежегодно вегетирующих листьев проходит на 1 месяц больше, а 2-го — на 1—2 месяца меньше 2 лет.

Хотя продолжительность морфогенеза каждого листа составляет примерно 2 года, находящееся перед ним междоузлие прекращает рост через 1 год. В это же время заканчивается и рост филлоподия. В год вегетации развиваются только черешок и пластинка, междоузлие при этом не растет.

Придаточные корни различимы на расстоянии 3—8 мм от апекса корневища, с абаксиальной стороны зачатка 1-го или 2-го по возрасту листа, а типичной длины (6—9 см) корни достигают на расстоянии 2—3 узлов от апекса корневища, после чего они начинают ветвиться. Верхушки молодых, растущих придаточных корней, а также боковых корней бледно-зеленого цвета. Хорошо различим корневой чехлик. Взрослые корни распределены относительно равномерно по всей длине корневищ; их число составляет обычно 3 (иногда 2—5) на одно междоузлие, независимо от его длины. Их диам. 0.1—1 мм, на них имеются многочисленные боковые корни длиной 6—30 мм. Придаточные корни остаются живыми до узла вегетирующей вайи или на протяжении еще одного междоузлия после нее. Далее боковые корни обрываются, ось первого порядка склерифицируется, корневой чехлик становится неразличимым. Очевидно, что такие корни не выполняют всасывающую функцию. Иногда корни с хорошо различимыми корневыми волосками обнаруживаются на расстоянии 10—12 междоузлий от апекса. После ветвления корневищ придаточные корни, находящиеся на материнском корневище, обычно отмирают независимо от того, на каком расстоянии от апекса они находятся.

Благодаря более или менее регулярному ветвлению каждое из корневищ образует сложную многократную разветвленную сеть. Длина корневища между местами ветвления составляет 7—8 (реже от 5 до 15) узлов. Исходя из того, что обычно каждый год на побеге вегетируют 2 листа, можно сказать, что ветвление корневища *P. connectilis* осуществляется с периодичностью в среднем раз в 3—4 года. После ветвления обе дочерние ветви сразу трогаются в рост и развиваются примерно одинаково. Угол между ними составляет 120° и более. На материнском корневище непосредственно перед местом ветвления имеется вегетирующий лист, филлоподий или абортированный зачаток — так называемый «угловой» лист. Хотя в течение вегетационного периода ни один из апексов не бифуркировал, изучение строения проводящей системы в зоне ветвления показало, что ветвление *P. connectilis* верхушечное. Так же как и у *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newn., ветвлению предшествует образование «углового» листа. Однако в отличие от *G. dryopteris*, у которого угловой лист обычно

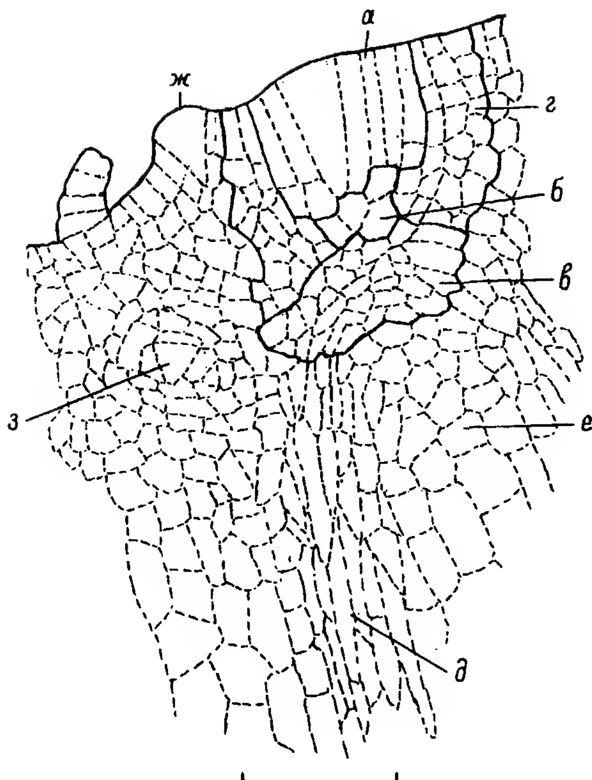


Рис. 2. Зональность апикальной меристемы *P. connectilis.*

а — зона поверхностных инициалей, *б* — зона подповерхностных инициалей, *в* — центральная часть чашевидной зоны, *г* — периферическая часть чашевидной зоны, *д* — прокамбий, *е* — сердцевина, *ж* — зачаток листа, *з* — инициальная клетка придаточного корня. Масштабная линейка: 50 мкм.

остается абортированным, у *P. connectilis* он более чем в половине случаев развивается нормально.

Время от времени старые участки корневищ разрушаются и партикулируют — происходит вегетативное размножение. Наиболее крупные участки изученных корневищ имели более 40 междоузлий.

Строение апикальной меристемы и ее производных у *P. connectilis* сходно с другими длиннокорневищными папоротниками (Борисовская, Романова, 1998б). Апикальная меристема занимает в корневище слегка погруженное положение и защищена по краям небольшими паренхимными валиками, а также множеством чешуй (рис. 2).

В зоне поверхностных инициалей 6—8 призматических клеток; центральная клетка — тетраэдрическая (рис. 2, *а*). В зоне подповерхностных инициалей насчитывается 6—7 относительно крупных изодиаметрических клеток (рис. 2, *б*). Как свойственно длиннокорневищным папоротникам, центральная часть чашевидной зоны (рис. 2, *в*) образует прокамбий (рис. 2. *д*) и узкую сердцевину (рис. 2, *е*). Клетки периферической части чашевидной зоны (рис. 2, *г*) образуют паренхимные валики выс. до 100 мкм, постепенно переходящие в широкую первичную кору.

Наблюдения за динамикой апикальной меристемы в течение вегетационного сезона с мая по октябрь показали, что как ее зональность, так и объем отдельных зон мало изменяются. Особенно постоянен объем зоны подповерхностных инициалей. Так, объем зоны поверхностных инициалей может варьировать от 8 до 20 клеток, а зона подповерхностных инициалей обычно состоит из 4—5 (реже 6) клеток. Неко-

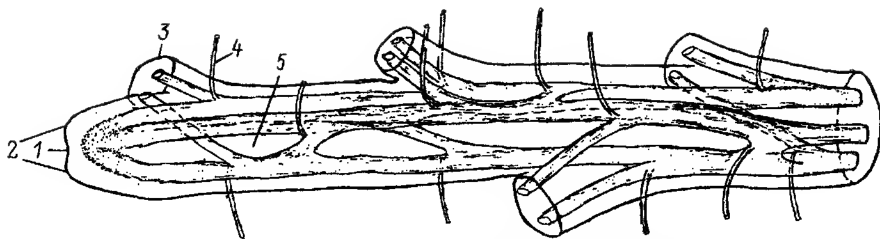


Рис. 3. Объемная реконструкция корневища *P. connectilis*.

1 — апекс корневища, *2* — валики, *3* — лист с двухпучковым листовым следом, *4* — проводящий пучок придаточного корня, *5* — листовая лакуна.

торое увеличение объема этой зоны наблюдалось в сентябре, когда ее объем достигал 9—10 клеток.

Листовой примордий образуется на границе зоны поверхностных инициалей и периферической части чашевидной зоны, на расстоянии 6—10 клеток от инициальной клетки корневища. Заложение листа начинается с обособления 3—4 призматических клеток. На верхушке примордия различима одна тетраэдрическая клетка, заметно отличающаяся от центральной клетки апикальной меристемы меньшей шириной (рис. 2, *ж*). У зачатка листа выс. около 0.3 мм структура меристемы сходна с апикальной меристемой корневища, но отличается значительно меньшей протяженностью в ширину и большей в высоту. В стебле образование паренхимы листовой лакуны из клеток чашевидной зоны происходит одновременно с заложением листа на этой ортостихе. Лакуна различима, когда зачаток листа достигает высоты 0.15—0.2 мм.

Заложение придаточного корня происходит одновременно с заложением листа на данной ортостихе, но на 0.2—0.3 мм ниже, т. е. на том уровне, где начинается дифференциация прокамбия. Инициальная клетка корня (рис. 2) обосабливается из клеток чашевидной зоны. На продольном срезе апекса она имеет форму равностороннего треугольника с длиной грани около 40 мкм. Эта тетраэдрическая клетка обращена к прокамбию верхушкой, а к коре — своей гранью, которая и отчленяет первую клетку корневого чехлика.

Непосредственно под чашевидной зоной апекса начинается дифференциация тканей стелы. Почти одновременно, на расстоянии 0.2—0.25 мм от инициальной клетки, из клеток центральной части чашевидной зоны образуются клетки прокамбия, сердцевины и паренхимы листовых лакун. Как и у других длиннокорневищных папоротников, сердцевина узкая, на продольном срезе состоит из 6—9 клеток, которые очень быстро утрачивают способность к делению и приступают к росту растяжением. Ширина тяжей прокамбия 2—5 клеток. Трахеиды прото- и метаксилемы начинают дифференциацию почти одновременно, на значительном (около 1 мм) удалении от апекса, во втором междоузлии. Трахеиды метаксилемы, достигнув типичного для зрелых проводящих элементов размера, не одревесневают на протяжении еще 2—3 междоузлий, т. е. до 2 лет.

Так же как и у *G. dryopteris*, проводящая система *P. connectilis* представлена моноциклической диктиостелой (рис. 3). Наиболее типичны для междоузлия 3 меристелы. Это определяется филлотаксисом, который у *P. connectilis*, так же как и у *G. dryopteris*, составляет 1/3.

Листовой след двухпучковый (рис. 3). В узле каждый из пучков листового следа отходит от одной из меристел корневища, причем один из этих пучков может ответвляться на 3—4 мм раньше другого. Листовое подножие сильно разрастается, образуя как бы низбегающий лист. Пучки листового следа на протяжении 4—6 мм идут по коровой паренхиме параллельно оси корневища. Таким образом, в узле на поперечном срезе можно наблюдать 5 проводящих пучков, из которых 2 являются листовыми следами, а 3 — меристемами корневища.

При изучении серий поперечных срезов было выявлено, что листовые лакуны разрастаются одновременно с ростом корневища. Протяженность каждой листовой лакуны (рис. 3) составляет обычно 3 междоузлия, иногда и более, что соответствует в среднем 5 см. Отхождение пучков листового следа происходит примерно в средней части лакуны, что свидетельствует о росте прилегающего к листу участка корневища как в акропетальном, так и в базипетальном направлениях.

Так же как и у *G. dryopteris*, корень *P. connectilis* является нижней границей листовой лакуны (рис. 3). Ниже конуса нарастания благодаря длительному сохранению меристематичности тканей корневища в зоне узла *P. connectilis*, в месте контакта меристем и пучков листового следа, отходят еще 2 придаточных корня.

Обсуждение

Авторы разделяют положение Л. Е. Гатцук (1974) и А. П. Хохрякова (1979) о невозможности определить жизненную форму без элементов ее структуры, и в первую очередь структуры побега, так как побеги — те элементарные блоки, из которых построено тело растения.

Общепринято, что элементарный метамер семенного растения включает в себя лист, пазушную почку и нижележащее междоузлие. Шорина (1993), разрабатывая вопрос о жизненных формах папоротников, считает, что у розеточных филлогенноветвящихся папоротников в состав метамера входит вайя с корнем и почкой, а у длиннокорневищных акрогенноветвящихся папоротников, к которым относятся и изученные нами *P. connectilis* и *G. dryopteris*, метамер — это участок корневища с узлом, междоузлием, вайей, боковой почкой и придаточным корнем.

Наши наблюдения совпадают со взглядами Шориной в той части, которая касается связи листа и придаточного корня. У *P. connectilis* лист и придаточный корень закладываются в апексе почти одновременно. Такое пространственно-временно́е единство листа и придаточного корня отмечено М. А. Романовой (1997) у *G. dryopteris*. Придаточный корень всегда имеется в основании каждой листовой лакуны. Позднее в этом же метамере у *P. connectilis* образуется еще 2—3 корня в зоне отхождения листового следа; в состав каждого элементарного метамера *G. dryopteris* входит единственный придаточный корень, образовавшийся одновременно с листом и располагающийся на нижней границе лакуны.

Наши наблюдения не выявили почки в составе метамера *P. connectilis* и *G. dryopteris*. Ветвление корневища, которое происходит у *P. connectilis* раз в 3—4 года, а у *G. dryopteris* еще реже — раз в 5—6 лет, вслед за C. Wardlaw (1943, 1946) и D. Bierhorst (1977) мы относим к верхушечному. В этом убеждают и полученные нами материалы, в частности по строению проводящей системы в зоне ветвления (Борисовская, Романова, 1997).

У семенных (геммаксилярных) растений рост междоузлия коррелирует с ростом вышележащего листа, поэтому в состав их метамера включают нижележащее междоузлие. Так же рассматривает метамер папоротников Н. И. Шорина (1993), относя к метамеру междоузлие, расположенное ниже листа.

Выявленная у *P. connectilis* корреляция между ростом листа и участка корневища, обращенного к апексу, определяет необходимость включить в состав элементарного метамера междоузлие, находящееся выше листа. Такая же взаимосвязь в росте листа и лежащего выше него междоузлия отмечена и у *G. dryopteris*.

Таким образом, элементарный метамер *P. connectilis* и *G. dryopteris* состоит из листа, придаточного корня и вышележащего междоузлия (рис. 4, *A*, *I*, *II*).

В иерархических системах Л. М. Шафрановой, Л. Е. Гатцук (1994) и Н. И. Шориной (1993) элементарный или однотактный побег, т. е. та часть побега, которая образуется за период видимого роста, принимается в качестве метамера следующего, 2-го уровня. Эта единица имеет особенно большое значение для характеристики жизненной формы, так как чередование периодов роста и покоя — главная особен-

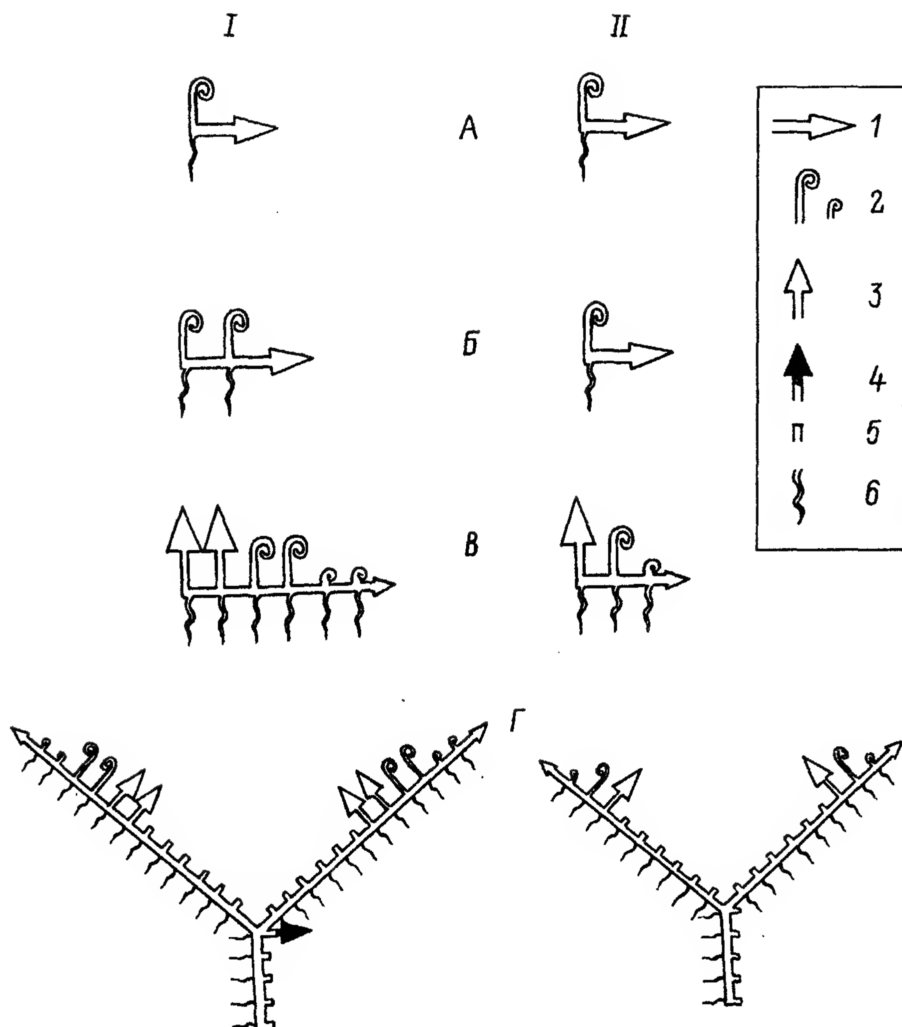


Рис. 4. Схемы структур побегов *Phegopteris connectilis* (*I*) и *Gymnocarpium dryopteris* (*II*).

А — элементарный метамер, *Б* — элементарный побег, *В* — модуль, *Г* — одноосный побег. *1* — верхушка корневища, *2* — зачатки листьев разного возраста, *3* — вегетирующий лист, *4* — отмерший угловой лист, *5* — филлоподий, *6* — придаточный корень.

ность растений сезонного климата. Период морфогенеза или видимого роста *P. connectilis* приходится на апрель—июль, а у *G. dryopteris* — апрель—май, после чего апекс обычно новых органов не образует. Так как ежегодно на верхушке побега *P. connectilis* закладываются 2 листа, элементарный побег представлен 2 листьями и лежащими выше них участками корневища, т. е. состоит из 2 элементарных метамеров (рис. 4, *Б*, *I*). Элементарный побег *G. dryopteris* совпадает с элементарным метамером (рис. 4, *Б*, *II*). Однако в старой части корневища границы элементарных побегов определить невозможно.

Изучение цикличности развития побега *P. connectilis* показало, что в пределах корневища можно выделить относительно короткий, растущий участок, тогда как большая его часть несет мертвые филлоподии и корни. Эта короткая зона (зона «вегетации») у *P. connectilis* состоит из 2 вегетирующих вай возрастом 2 года, 2 улиткообразных зачатков возрастом 1 год и 2 листовых зачатков, образованных в текущем сезоне (рис. 4, *В*, *I*). У *G. dryopteris* она состоит из одной вегетирующей

вайи, одного зачатка возрастом 1 год и одного только что образовавшегося зачатка (рис. 4, *В*, *II*). Длина описанного участка корневища у *P. connectilis* составляет 3—4 см, а у *G. dryopteris* из-за особенностей элементарного побега протяженность этой зоны 1—2 см. У обоих папоротников этот участок корневища несет запас зачатков листьев, находящихся на разной стадии развития, междоузлия между ними еще не достигли типичной для взрослого корневища длины, большая часть корней продолжает расти и ветвиться. По структуре и функции эта зона длиннокорневищных папоротников сравнима с почкой короткокорневищных папоротников, но отличается от нее тем, что апекс и листовые зачатки не защищены более зрелыми листьями.

Длительное сохранение корневищем способности к росту растяжением подтверждают и анатомические данные. Выявлено, что одревеснение оболочек трахеид метаксилемы происходит только в междоузлии перед вегетирующей вайей, т. е. одревеснение метаксилемы протекает в тот вегетационный сезон, когда заканчивают рост листья. Еще одним косвенным свидетельством длительного сохранения верхушкой корневища *P. connectilis* меристематических свойств является отмеченное выше разновременное образование придаточных корней.

Ряд авторов (Шорина, 1991, 1993; Шафранова, Гатцук, 1994; Антонова, Лагунова, 1999), разрабатывая подход к особи как к пространственно-временно́й метамерной системе, выделяют особые конструкционные единицы или модули. По мнению Л. М. Шафрановой и Л. Е. Гатцук (1994), модульное строение тела растения неразрывно связано с его биоморфой, так как является результатом присущих ему особенностей роста и органообразования. Понятия модуль и метамер часто используют в качестве синонимов, однако И. С. Антонова и Н. Г. Лагунова (1999) считают, что понятию модуль удовлетворяют только метамеры высоких порядков, которые обладают морфофизиологической целостностью и цикличностью.

Описанная у *P. connectilis* и *G. dryopteris* зона, включающая участок корневища от вегетирующей вайи до апекса, наиболее близка к понятию модуль, так как именно в пределах описанного участка корневища действуют корреляции в росте его частей — листа, междоузлия, придаточного корня, а также созревании проводящих тканей.

Мы не склонны ассоциировать модули и метамеры, как это делают другие авторы (Шафранова, Гатцук, 1994). Модуль не является повторяющейся структурной единицей, так как каждый из растущих участков корневища соответствует одному модулю. Анатомически он никак не отграничен от подлежащей части корневища, более того, в пределах морфологически выделяемого модуля располагаются лакуны нижележащих листьев, не входящих в его состав. Хотя объем модуля и остается постоянным, элементарные метамеры, входящие в его состав, постоянно замещают друг друга.

В иерархических системах в качестве метамера выделяют одноосный, или моноподиальный, побег (Шафранова, Гатцук, 1994; Шорина, 1993). Его формирование происходит за счет деятельности одной и той же апикальной меристемы. Одноосный побег *P. connectilis* и *G. dryopteris* можно рассматривать в качестве самостоятельной структурной единицы, так как при ветвлении обоих папоротников нарушается типичный порядок развития и отмирания органов (рис. 4, *Г*, *I*, *II*). Так, если в пределах одноосного побега придаточные корни остаются живыми обычно на протяжении 6—7 междоузлий, считая от апекса, у *P. connectilis* и на протяжении 5 междоузлий у *G. dryopteris*, то при ветвлении корневища независимо от возраста дочерних ветвей корни на материнском корневище, как правило, мертвые. Число неразвившихся в вегетирующие листья (абортированных) листовых зачатков на материнском корневище в случае ветвления значительно превышает таковые на одноосном побеге. Особенность одноосного побега в том, что наряду с живыми органами он несет филлоподии и мертвые придаточные корни. Иногда длина «мертвой» части одноосного побега равна протяженности «живой» или даже превышает ее. Изучение анатомического строения корневищ обоих папоротников показало, что и после ветвления каждый из новых одноосных побегов связан с материнским и общими проводящими тканями и, по крайней мере одной общей листовой лакуной.

Проведенное исследование выявило цикличность в развитии органов побега длиннокорневищных папоротников. Использование полученных результатов по особенностям ритмики развития и ее связи с сезонным климатом у 2 видов тонкокорневищных акрогенноветвящихся вегетативно подвижных безрозеточных папоротников позволяет дополнить характеристику их жизненной формы. В отличие от *G. dryopteris*, у которого элементарный побег равен элементарному метамеру, а модуль представлен 1 фотосинтезирующим листом, 2 листовыми зачатками и 2 растущими междоузлиями, *P. connectilis* характеризуется более протяженной зоной роста, включающей 2 фотосинтезирующих листа, 4 листовых зачатка и 4 растущих междоузлия, а также у него соответственно больше живых придаточных корней.

Как нам представляется, в качестве структурной единицы побега целесообразно рассматривать только элементарный метамер, образование органов которого закономерно определяется апикальной меристемой, однако в пределах смежных метамеров в строении тканей границ нет. Выделяемые обычно метамеры или модули более высокого ранга, на наш взгляд, структурными единицами не являются, поскольку существует непрерывная связь в строении их тканей. Таким образом, формирование тканей и органов определяется закономерностями развития побега папоротников, а не периодичностью роста органов. Так, несмотря на то, что у *P. connectilis* между образованием 1-го и 2-го листа проходит около 2 месяцев, а 3-й лист закладывается примерно через 10 месяцев, филлотаксис не нарушается, образуется типичная для такого листорасположения диктиостела, независимо от того 1 лист (как у *G. dryopteris*) или 2 (как у *P. connectilis*) закладывается за один период видимого роста. Очевидно, что при определенной морфологической дискретности существует анатомическая непрерывность тканей. От переоценки методического приема разделения тела растения на составные части при изучении их структурной специализации предостерегала К. Эсау (1980 : 18): «То, что растение является целостным организмом, ощущается особенно ясно тогда, когда оно изучается в развитии».

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49705).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 49—59.

Борисовская Г. М., Романова М. А. Строение проводящей системы некоторых папоротников в связи с ветвлением // Вестн. С.-Петербургск. ун-та. 1997. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 36—44.

Борисовская Г. М., Романова М. А. Формирование дициклической стелы *Pteridium aquilinum* (*Dennstaedtiaceae*) // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 7. С. 98—105.

Борисовская Г. М., Романова М. А. Строение апикальной меристемы 4 видов папоротников // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв. СПб., 1998б. Т. 1. С. 14—15.

Борисовская Г. М., Романова М. А. Дополнительные материалы к исследованию проблемы ветвления папоротников // Тр. VI Междунар. конф. по морфологии растений памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 1999. С. 41—42.

Василевская В. К., Прокопенко Л. П. Анатомическое строение корневища *Marsilea quadrifolia* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 11. С. 1513—1517.

Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. № 79. Вып. 1. С. 100—113.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М., 1997. Т. 1. 629 с.

Романова М. А. Дифференциация тканей корневища *Gymnocarpium dryopteris* (*Athyriaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 75—84.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.

Фомин А. В. Папоротникообразные. Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 16—100.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимических исследований растительных тканей. М., 1979. 155 с.

Хохряков А. П. Жизненные формы папоротникообразных, их происхождение и эволюция // Изв. АН. Сер. биол. 1979. № 2. С. 251—254.
Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 1. № 3. С. 437—447.
Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е. Растение как пространственно-временная (модульная) система // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 6—7.
Шорина Н. И. Об эволюции способов ветвления и жизненных форм папоротников в связи с разработкой кодекса примитивно продвинутых признаков // Филогения и систематика растений. Матер. VIII Московск. совещ. по филогении и систематике растений. М., 1991. С. 138—141.
Шорина Н. И. Особенности метамерии у спорофитов папоротников // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 159—164.
Эсау К. Анатомия семенных растений. М., 1980. 558 с.
Bierhorst D. W. On the stem apex, leaf initiation and early leaf ontogeny in filicalean ferns // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64. N 2. P. 125—152.
Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies in pteridophytes. II. Experimental observations on the development of buds in *Onoclea sensibilis* and in the species of *Dryopteris* // Ann. Bot. N. S. 1943. Vol. 7. N 28. P. 357—377.
Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies in pteridophytes. VIII. Further observations on bud development in *Matteuccia struthiopteris*, *Onoclea sensibilis*, and species of *Dryopteris* // Ann. Bot. N. S. 1946. Vol. 10. N 38. P. 117—133.

SUMMARY

The study of *Phegopteris connectilis* shoot development dynamics revealed a cyclic regularity in the shoot origin and growth. Rhizome morphology and anatomy have been described in terms of metamermodule organization theory. The important methodical value of such approach for the study of life forms has been shown using *Phegopteris connectilis* and *Gymnocarpium dryopteris*. The difference in the elementary shoot and module construction in these two species that belong to the same life form is revealed. We adopt the elementary metamer as the only shoot structural unit and show that the patterns of its development is more important for the fern shoot structure than the growth periodicity of its organs.

УДК 581.4(582.475) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© А. М. Романовский

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) В БРЯНСКОМ ПОЛЕСЬЕ

A. M. ROMANOVSKY. VARIATIONS OF *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) LIFE CYCLE IN BRYANSK WOODLANDS

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
Москва
Поступила 01.07.1999
Окончательный вариант получен 24.07.2000

Приведено описание вариантов развития *Picea abies* при разных условиях. Выделены 4 уровня жизненности, сделаны описания онтогенетических состояний. Выделены существенные признаки, позволяющие в полевых условиях легко определить онтогенетическое состояние и жизненность *Picea abies*.
Ключевые слова: *Picea abies*, онтогенез, жизненность.

В умеренной зоне европейской части России наибольшими средопреобразующими свойствами обладают *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior* и *Picea abies*. Если онтогенез дуба и ясеня подробно описан в работах Л. Б. Заугольновой (1968) и А. А. Чистяковой (1989), то развитие ели оказалось за пределами внимания популяционных биологов.

Имеются детальное описание морфогенеза ели (Серебряков, 1962) и сведения о начальных этапах ее развития (Алексеев, 1978), а также ряд работ, в которых рассматривается развитие других видов хвойных деревьев в разных экологических условиях — *Picea schrenkiana* (Кожевникова, 1982), *Abies sibirica* (Нухимовская, 1971; Махатков, 1991), *Pinus silvestris* (Евстигнеев, Татаренкова, 1995).

Цель настоящей работы — описание поливариантности развития ели европейской и выявление особенности ее онтогенетического развития при различных уровнях жизненности.

Материал и методика

Материал собран в 1994 г. в Неруссо-Деснянском полесье, на территории заповедника «Брянский лес», где ель находится на южной границе сплошного распространения (Булохов, Величкин, 1998). В ботанико-географическом плане район принадлежит Полесской подпровинции Восточноевропейской провинции зоны широколиственных лесов (Растительность..., 1980).

При описании онтогенеза использовали шкалу биологического возраста, предложенную Т. А. Работновым (1950) и дополненную последователями А. А. Уранова (Диагнозы..., 1989). В работе принята терминология, разработанная ранее для других видов деревьев (Диагнозы..., 1989; Восточноевропейские..., 1994), и выделены 4 уровня — повышенная, нормальная (средняя), пониженная и низкая жизненность.

Исследования проводили в 3 типах сообществ на открытом месте. 1) Сосняк зеленомошник с редким подростом из дуба и березы или «окна». Освещенность в таких типах местообитания ели на уровне 1.5 м от почвы составляет 15—50 % от полной. Здесь собрали ювенильные—виргинильные (первые) растения нормальной жизненности. 2) Сосняк зеленомошник, в котором береза, дуб и ель выходят в верхний ярус, при этом средний диапазон освещенности под пологом уменьшается до 4—15 %. Собрали ювенильные—виргинильные (первые) ели пониженной жизненности, а также виргинильные (вторые)—генеративные (третьи) ели нормальной жизненности. 3) Хвойно-широколиственный лес, верхний ярус которого сформирован елью, дубом, липой, кленом остролистным и ясенем. Освещенность на уровне подроста колеблется в среднем от 1 до 6 %. Собрали ювенильные—виргинильные (первые) особи низкой жизненности и виргинильные (вторые)—генеративные (третьи) особи пониженной жизненности. 4) Для сравнения исследовали ели в разреженных посадках на открытом месте.

Все сообщества подобраны в сходных экотопических условиях на песчаных дерново-подзолистых почвах. С помощью люксметра Ю-116 определялся диапазон освещенности на высоте 1.5 м от уровня почвы около особей ели разной жизненности в течение нескольких дней с 9 до 18 ч.

Каждую особь характеризовали по следующим признакам: высота дерева, диаметр кроны, высота прикрепления кроны, форма кроны, порядок ветвления побеговой системы (первым порядком ветвления считался ствол), время жизни хвои, диаметр ствола у основания и на уровне груди, высота трещиноватости корки ствола в его базальной части, количество мутовок усохших ветвей 2-го порядка (далее — мертвые мутовки), возраст растения, величина годичного прироста по высоте ствола (далее — верхушечный прирост) и величина годичного прироста лидерной оси нижних ветвей (далее — боковой прирост). На нижних ветвях измеряли общую длину побегов, несущих хвою, для первичной и вторичной кроны. Вторичная крона — часть побеговой системы, сформированная из «спящих» почек (Трескин, 1983; Gruber, 1988). Названия типов корневых систем даны по классификации П. К. Красильникова (1962). Всего описано 314 деревьев. Материал обрабатывался статистически.

Результаты и их обсужденне

Морфологическая структура проростков настолько проста, что уровни жизненности у них не выделяются.

Проросток (*p*) имеет главный корень, гипокотиль, 7—8 семядолей игловидной формы (15—20 мм дл) и верхушечную почку. Первое время семядоли являются основными фотосинтезирующими органами и полностью отмирают на 3—5-м году жизни (Серебряков, 1962). При благоприятных условиях в 1-й же год формируется эпикотильная часть длиной до 1.5 см. Первые листья тонкие, короткие (до 1 см дл), округлые в сечении и часто расположенные — ювенильный тип хвои. Корневая система проростков стержневого типа.

Онтогенез ели европейской нормальной (средней) жизненности

Ювенильные (*j*) особи — одноосные растения. Семядоли у них уже засохли. Верхушечный прирост невелик и составляет 2—5 см. Хвоя сходна с хвоей проростков. Длительность состояния — 1—2 года. Корневая система стержневого типа, состоит из главного и боковых корней.

С началом ветвления ель переходит в имматурное (первое) (im_1) онтогенетическое состояние, обычно это происходит на 4-м году жизни. Крона зонтиковидной формы, редкая, в мутовке не более 2-х ветвей (рис. 1, I). Порядок ветвления кроны —

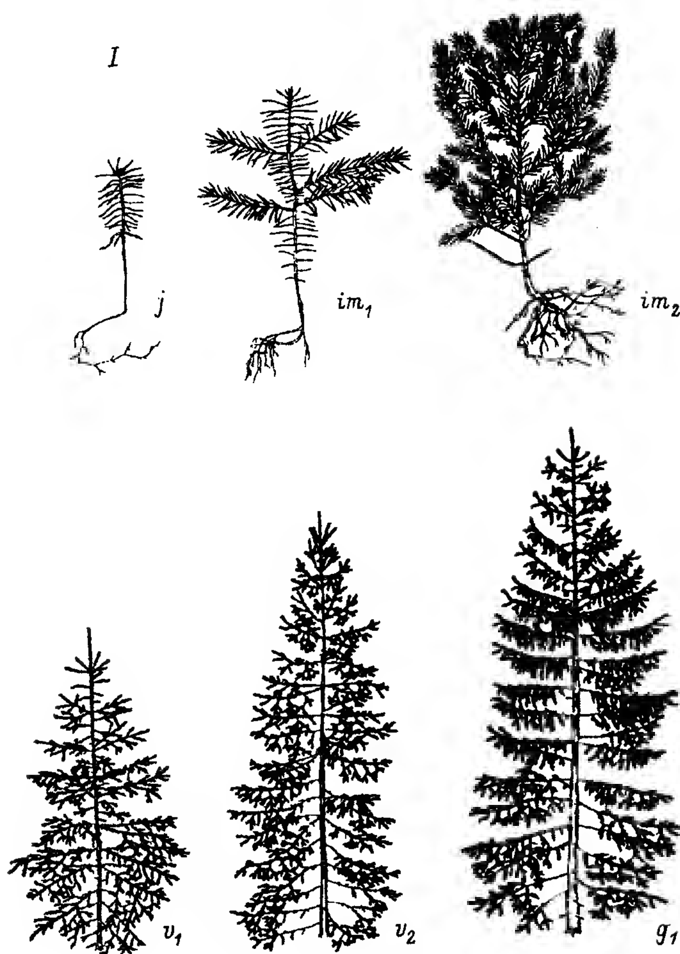
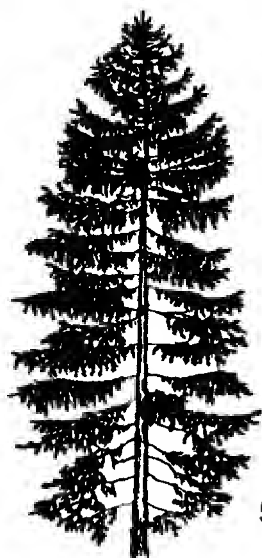


Рис. 1. Особи ели европейской нормальной (I) и пониженной жизненности (II).
Значение индексов онтогенетических состояний — см. примечание к табл. 1, 2.

II







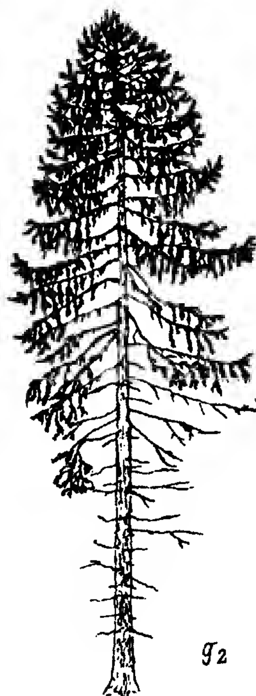


Рис. 1 (*продолжение*).

2—3. Хвоя ювенильного типа. Прирост ствола составляет 0.5—3.0 см в год и примерно равен годичному приросту нижних ветвей. Подобное соотношение присуще всем имматурным особям независимо от жизненности. От общей высоты дерева на долю кроны приходится 43—78 %. Корневая система поверхностно-стержневого типа. В слое подстилки, на гипокотиле, идет активное образование придаточных корней.

Качественный признак, определяющий переход в имматурное (второе) (im_2) онтогенетическое состояние, — появление 4-го порядка ветвления. Растения нормальной жизненности формируют зонтиковидную или широкопирамидальную крону. Она симметрично развита, хорошо охвоена, наибольший порядок ветвления — 5 (рис. 1, I). Хвоинки уплощаются и приобретают вид теневой хвои взрослых деревьев, ювенильный тип хвои больше не появляется. По сравнению с имматурными первыми елочками средние размеры деревьев в этом состоянии увеличиваются вдвое и больше (табл. 1). Начинается отмирание нижних веточек, доля кроны от высоты дерева составляет 58—85 %. Поверхностная корневая система образована постоянно обновляющимися придаточными корнями. По данным Т. И. Вещиковой (1964), такой тип корневой системы у ели сохраняется до конца онтогенеза.

На следующей стадии — в виргинильном (первом) (v_1) онтогенетическом состоянии наблюдается скачкообразное ускорение роста в высоту. Величина верхушечного прироста превышает боковой в 2 и более раз, достигая 55 см. В результате крона становится узкопирамидальной. У елок наряду с теневой может формироваться полусветовая хвоя. Появляются побеги вторичной кроны. Продолжается отмирание нижних веточек, количество мутовок усохших ветвей достигает 7. Крона составляет 76—92 % высоты дерева.

Для виргинильных (вторых) (v_2) деревьев нормальной жизненности характерна наибольшая в онтогенезе скорость роста, размер верхушечного прироста составляет 30—76 см. По высоте виргинильные вторые особи приближаются к верхнему ярусу древостоя. Крона узкопирамидальная, порядок ветвления — 6—8. В верхней ее части хвоя световая и полусветовая, а в нижней — теневая. Такое расположение типов хвои сохраняется до конца онтогенеза. На нижних ветвях «проснувшиеся» побеги составляют 4.3 % от общей длины охвоенных побегов. По сравнению с растениями виргинильного 1-го состояния размеры деревьев в среднем возрастают в 2.5—5 раз (табл. 1). Количество мертвых мутовок — 7—19. На долю кроны приходится 63—88 % высоты дерева. Нижняя часть ствола начинает очищаться от сухих сучков, высота очищения достигает 50 см. У деревьев появляется растрескивание корки ствола.

У генеративных (первых) (g_1) елей в верхней части кроны появляются шишки в количестве от 6 до 30 шт., это обычно случается после 30 лет. По размерам, темпам роста и форме кроны генеративные первые деревья сходны с виргинильными вторыми (рис. 1; табл. 1). У них сильнее выражены процессы, связанные со старением: доля побегов вторичной кроны на нижних ветвях достигает 9 %, количество мутовок усохших ветвей — 9—19, снизу ствол очищается от сухих веток на высоту до 70 см. Высота трещиноватости корки ствола достигает 0.4—1.6 м.

Генеративные (вторые) (g_2) особи — «взрослые» деревья с максимальной способностью к семеношению. Шишки (от 31 до 198 шт.) появляются в верхней, средней, а при хорошей освещенности и в нижней части кроны. Рост ствола вверх замедляется (величина верхушечного прироста — 7—60 см), и крона приобретает пирамидально-цилиндрическую форму (рис. 1, I). Порядок ветвления достигает 9. На нижних ветвях 92 % длины охвоенных побегов сформированы из «спящих» почек. Количество мертвых мутовок — 5—19, крона от общей высоты дерева составляет 69—93 %. Высота очищенного от сухих веток ствола — до 65 см. Высота трещиноватости корки ствола — 0.5—1.7 м. По данным Т. И. Вещиковой (1964), в этом возрастном состоянии дерево утрачивает способность к образованию новых придаточных корней. Вероятно, с связи с этим происходит замедление роста ствола.

ТАБЛИЦА 1

Морфологические показатели деревьев ели нормальной жизненности

Возрастное состояние	Абсолютный возраст, годы	Высота, м	Диаметр кроны, см	Диаметр основания ствола, см	Диаметр ствола на уровне груди, см	Порядок ветвления
j	2.5 / 2—3	0.11 / 0.07—0.16	—	0.17 / 0.1—0.3	—	1.0 / —
im_1	7.6 / 5—11	0.15 / 0.09—0.19	9 / 3—16	0.28 / 0.2—0.4	—	2.7 / 2—3
im_2	12.7 / 8—17	0.44 / 0.17—0.77	46 / 13—79	1.1 / 0.5—1.9	—	4.3 / 4—5
v_1	21.5 / 15—29	2.5 / 1.2—5.2	165 / 99—280	4.3 / 2.3—7.8	2.2 / 0.4—5.8	5.6 / 5—7
v_2	36.3 / 34—40	13.0 / 9—21	406 / 150—280	17.9 / 14—26	13.6 / 11—19	6.9 / 6—8
g_1	45.7 / 37—63	18.1 / 14—20	465 / 160—330	29.0 / 19—35	22.3 / 16—25	6.7 / 6—8
g_2	66.3 / 61—70	21.1 / 19—24	587 / 170—360	42.7 / 33—55	30.9 / 26—37	7.2 / 6—9
g_3	120.0* / —	29.2 / 25—32	681 / 400—1100	82.2 / 61—109	53.9 / 41—76	8.3 / 8—9

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Возрастное состояние	Текущий прирост, см	Доля кроны от общей высоты дерева, %	Высота трещиноватости корки ствола, м	Возраст хвои, годы	Количество мертвых мутовок, шт.	Число шишек, шт.
j	3.4 / 2—5	—	—	2.7 / 2—4	—	—
im_1	1.8 / 0.5—3	62 / 43—78	—	4.8 / 3—7	—	—
im_2	4.7 / 1—11	73 / 58—85	—	6.3 / 4—8	0.2 / 0—2	—
v_1	23.3 / 9—55	85 / 76—92	—	7.2 / 6—9	4.2 / 1—7	—
v_2	52.0 / 30—76	80 / 63—88	0.4 / 0.1—1.4	9.9 / 8—12	11.3 / 7—19	—
g_1	49.0 / 30—80	79 / 65—88	0.9 / 0.4—1.6	9.3 / 8—11	13.2 / 9—19	16.6 / 6—30
g_2	34.3 / 7—60	84 / 69—93	1.0 / 0.5—1.7	8.6 / 5—11	10.1 / 5—19	74.4 / 31—198
g_3	19.0 / 3—32	72 / 51—88	11.0 / 3—20	8.7 / 7—10	14.4 / 4—24	107.0 / 19—195

Примечание к табл. 1 и 2. * — данные о возрасте только для одной ели. Над чертой — среднее арифметическое значение; под чертой — минимальное и максимальное значения параметра. Возрастные состояния: *j* — ювенильное, im_1 — имматурное первое, im_2 — имматурное второе, v_1 — виргинильное первое, v_2 — виргинильное второе, g_1 — генеративное первое, g_2 — генеративное второе, g_3 — генеративиое третье.

Генеративные (третьи) (g_3) деревья наиболее мощно развиты. Крона пирамидально-цилиндрической формы с округлой вершиной, размер верхушечного прироста продолжает снижаться (рис. 1, I, табл. 1). Наибольшие значения порядка ветвления в онтогенезе. Число шишек сильно варьирует (табл. 1), они появляются в верхней и средней частях кроны. У дерева обычно развивается несколько вершин. Появление побегов вторичной кроны наблюдается даже в верхней, наиболее молодой части. Все охвоенные побеги нижних ветвей образованы из «спящих» почек. Количество мертвых мутовок — 4—24, на долю кроны приходится 51—88 % от высоты дерева. Ствол очищается от сухих ветвей на высоту от 1 до 4 м. Корка на стволе сильно растрескивается на высоту от 5 до 20 м.

Субсенильные и сенильные особи в районе исследований встречены не были.

Деревья нормального уровня жизненности, по сравнению с деревьями других уровней жизненности, имеют более быстрое развитие и начинают рано и обильно плодоносить. В преобразованных человеком лесных сообществах ель нормальной жизненности встречается большей частью на искусственно осветленных (низовые пожары) лесных или на вновь осваиваемых открытых территориях, т. е. выполняет в популяции функцию захвата и освоения новых территорий. Аналогичные данные получены по пихте сибирской (Махатков, 1991).

Онтогенез ели европейской пониженной жизненности

Длительность ювенильного состояния у особей пониженной жизненности увеличивается до 3—5 лет, величина верхушечного прироста уменьшается до 1—3 см (табл. 1, 2). В остальном ювенильные елочки нормальной и пониженной жизненности сходны.

Имматурные (первые) (im_1) елочки по сравнению с имматурным первым состоянием нормальной жизненности имеют сходный порядок ветвления, тип хвои и форму кроны. Увеличивается возраст, высота, диаметры ствола и кроны, верхушечный прирост и высота прикрепления кроны (табл. 1, 2). В нижней части кроны появляются 1—2 сухие веточки.

У имматурных (вторых) (im_2) растений пониженной жизненности форма кроны только зонтиковидная. Порядок ветвления — 4—6. Верхушечный прирост уменьшается. Тип нарастания ствола — неустойчиво моноподиальный, при пониженной жизненности этот тип сохраняется до конца онтогенеза. Календарный возраст елей увеличивается, однако размеры по сравнению с особями нормальной жизненности схожи. В структуре кроны обычны мертвые мутовки, у некоторых особей их можно насчитать до 10 шт. В связи с этим сокращается общая протяженность кроны (табл. 1, 2).

Переход в виргинильное (первое) (v_1) состояние, как и при нормальной жизненности, знаменуется резким ускорением роста ствола. Однако в связи с недостатком освещенности, спустя несколько лет, текущий верхушечный прирост может быть равен и даже меньше бокового и составляет 3—16 см. Форма кроны в начале онтогенетического состояния широкопирамидальная, затем с усилением роста лидерной оси становится узкопирамидальной. Появляются единичные побеги вторичной кроны. При понижении жизненности средние размеры деревьев меняются слабо, а возраст и наибольшие размеры увеличиваются (табл. 1, 2). Подобная закономерность просматривается на всех этапах онтогенеза. Усиливается отмирание — в нижней части кроны встречается от 2 до 19 мутовок сухих ветвей, на долю кроны приходится от 45 до 88 % от высоты дерева.

Виргинильные (вторые) (v_2) особи сходны с виргинильными вторыми особями нормальной жизненности, но отличаются более высоким прикреплением кроны. Ее доля составляет 44—82 % от высоты дерева. Тип хвои преимущественно теневой. Верхние ветки охвоены лучше по сравнению с затененными нижними. Доля «проснувшихся» побегов от общей длины побегов, несущих хвою на нижних ветвях, достигает 38 %. Верхушечный прирост сильно варьирует (табл. 2). Количество

ТАБЛИЦА 2

Морфологические показатели деревьев ели пониженной жизненности

Возрастное состояние	Абсолютный возраст, годы	Высота, м	Диаметр кроны, см	Диаметр основания ствола, см	Диаметр ствола на уровне груди, см	Порядок ветвления
j	4.2 / 3—5	0.09 / 0.06—0.12	—	0.1 / 0.07—0.15	—	1.0 / —
im_1	10.4 / 7—15	0.19 / 0.12—0.37	16 / 5—37	0.4 / 0.2—0.6	—	3.0 / —
im_2	15.8 / 11—26	0.48 / 0.20—0.77	52.6 / 19—90	1.08 / 0.5—1.8	—	4.4 / 4—6
v_1	30.3 / 17—48	2.4 / 1.1—5.4	180 / 82—350	4.55 / 2.3—8.1	2.5 / 0.3—5.7	6.1 / 5—7
v_2	67.4 / 56—79	17.2 / 14—27	404 / 280—540	23.6 / 15—37	18.6 / 13—30	6.5 / 6—9
g_1	72.5 / 69—82	21.7 / 18—25	451 / 305—770	36.6 / 26—48	26.7 / 19—32	6.3 / 6—8
g_2	99.0 / 89—108	25.1 / 23—33	519 / 290—820	55.4 / 41—72	38.0 / 29—52	8.3 / 7—9

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Возрастное состояние	Текущий прирост, см	Доля кроны от общей высоты дерева, %	Высота трещиноватости корки ствола, м	Возраст хвои, годы	Количество мертвых мутовок, шт.	Число шишек, шт.
j	1.8 / 1—3	—	—	3.8 / 3—4	—	—
im_1	2.0 / 0.5—3.5	74.0 / 42—91	—	5.6 / 3—8	0.1 / 0—2	—
im_2	4.3 / 1—8	70.1 / 41—85	—	5.4 / 3—8	2.4 / 0—10	—
v_1	7.9 / 3—16	67.7 / 45—88	—	6.3 / 4—9	9.1 / 2—19	—
v_2	34.8 / 2—76	64.3 / 43—82	3.3 / 0.1—5	7.8 / 3—13	19.5 / 12—28	—
g_1	38.1 / 7—75	65.2 / 49—87	2.5 / 1—4	10.5 / 6—18	20.7 / 9—35	6.0 / 1—19
g_2	26.8 / 7—70	55.9 / 34—68	5.8 / 1—20	7.7 / 7—8	21.5 / 12—30	34.0 / 20—52

мертвых мутовок — 12—28. Ствол очищается от сухих веток на высоту до 1.3 м. Высота растрескивания корки ствола — до 5 м.

У генеративных (первых) (g_1) деревьев пониженной жизненности значительно увеличивается возраст деревьев и их размеры (табл. 2). Порядок ветвления кроны — 6—8, форма — узкопирамидальная (рис. 1, II). В верхней ее части дифференцируется световая хвоя и появляются шишки, число которых изменяется от 1 до 19. Доля «проснувшихся» побегов на нижних ветвях увеличивается до 67 %. Средняя длина верхушечного прироста достигает наибольших значений — 38 см. Таким образом, период максимального роста у особей пониженной жизненности смещается на виргинильное второе—генеративное первое онтогенетические состояния. Число мутовок сухих ветвей — 9—35. Доля кроны составляет 49—87 % от высоты дерева. Ствол очищается от сухих веток на высоту до 2 м. Высота растрескивания корки ствола — 1—4 м.

Генеративные (вторые) (g_2) деревья имеют сходную с g_2 деревьями нормальной жизненности форму кроны, но отличаются ее протяженностью — 34—68 % от высоты дерева. Плодоношение приурочено в основном к верхней части кроны. Количество шишек уменьшается (табл. 1, 2). Обычно у дерева отмечается 2—3 сближенные верхушки. Порядок ветвления увеличивается. На нижних ветвях доля вторичной кроны составляет 89 %. Количество мутовок мертвых ветвей — 12—30 шт. Высота очищения ствола от сухих веток до 5 м. Высота растрескивания корки ствола от 1 до 20 м.

В исследованных популяциях не найдено генеративных третьих елей пониженной жизненности. Видимо, особи такого уровня жизненности отмирают на более ранних этапах онтогенеза.

Ели пониженной жизненности, выросшие при умеренном угнетении, имеют несколько замедленные темпы роста и развития (рис. 1, II; табл. 2). Основная масса взрослых елей и более или менее перспективного елового подроста в исследованных лесных сообществах имеет пониженную жизненность. Таким образом, деревья пониженной жизненности выполняют в популяции функцию удержания территории и обеспечения непрерывного возобновления.

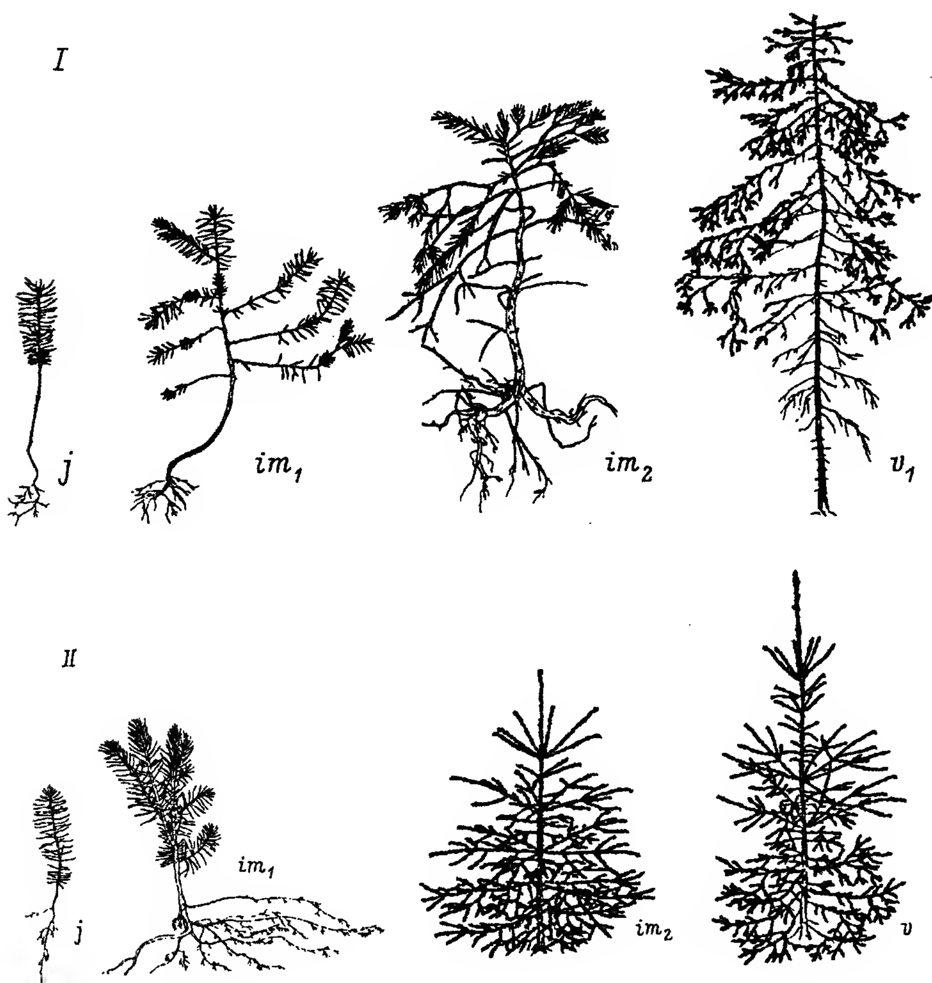


Рис. 2. Особи ели европейской низкой жизненности (I) и повышенной жизненности (II).
Значение индексов онтогенетических состояний — см. примечание к табл. 1, 2.

Онтогенез ели европейской низкой жизненности

Ювенильные особи (*j*) — возраст 4—12 лет. Верхушечные приросты очень малы — от 0 до 1.6 см. Хвоя может быть желтоватого цвета.

Форма кроны имматурных (первых) (im_1) елей, как и при нормальной, пониженной жизненностях, зонтиковидная, но в связи с неоднородностью освещенности под пологом леса часто развита однобоко, а верхушечные приросты минимальны. В мутовке не более одной ветви (рис. 2, I). Нарастание ствола симподиальное с частыми перевершиниваниями. Порядок ветвления — 2—3. Крона плохо охвоена, время жизни хвои сокращается (табл. 1, 2, 3). Возраст растений увеличивается, тогда как размеры уменьшаются. На долю кроны приходится от 27 до 71 % от высоты растения, в нижней ее части уже начинается отмирание ветвей, количество мертвых мутовок достигает 5.

Имматурные (вторые) (im_2) особи низкой жизненности отличаются симподиальным типом роста, малыми верхушечными приростами, плохо охвоенной (время жизни хвои — 3—7 лет), часто несимметрично развитой высоко поднятой зонтиковидной кроной (рис. 2, I). Порядок ветвления — 4—7. Появляются побеги вторичной кроны. Значительно увеличивается возраст растений (табл. 3). Количество мутовок усохших ветвей — до 17. На долю кроны от общей высоты дерева приходится от 22 до 76 %.

ТАБЛИЦА 3

Морфологические показатели деревьев ели низкой жизненности

Возрастное состояние	Абсолютный возраст, годы	Высота, м	Диаметр кроны, см	Диаметр основания ствола, см	Диаметр ствола на уровне груди, см
j	6.1 / 4—12	0.09 / 0.06—0.21	—	0.10 / 0.07—0.15	—
im_1	9.9 / 5—15	0.15 / 0.07—0.26	8 / 2—24	0.23 / 0.1—0.4	—
im_2	20.6 / 11—32	0.5 / 0.22—0.77	46 / 6—80	0.9 / 0.3—1.7	—
v_1	40.6 / 32—65	2.5 / 1.0—4.8	139 / 64—310	3.9 / 1.7—7.6	2.0 / 0.3—4.6

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Возрастное состояние	Порядок ветвления	Текущий прирост, см	Доля кроны от общей высоты дерева, %	Возраст хвои, годы	Количество мертвых мутовок, шт.
j	1.0 / —	0.9 / 0—1.6	—	3.7 / 1—6	—
im_1	2.7 / 2—3	1.2 / 0.5—1.5	51.0 / 27—71	3.7 / 2—5	1.7 / 1—5
im_2	4.8 / 4—7	2.4 / 1.0—4.0	46.2 / 22—76	4.2 / 3—7	6.0 / 2—17
v_1	6.5 / 6—8	3.6 / 0—8.0	41.9 / 21—60	5.6 / 3—9	15.3 / 9—22

Примечание. Над чертой — среднее арифметическое значение; под чертой — минимальное и максимальное значения параметра. Возрастные состояния: *j* — ювенильное, im_1 — имматурное первое, im_2 — имматурное второе, v_1 — виргинильное первое.

Величина верхушечного прироста последнего года виргинильных (первых) (v_1) елей — 0—8 см. Как и в случае с особями пониженной жизненности, к виргинильным первым относились деревья, ранее имевшие ускорение роста ствола. Крона узко- или широкопирамидальная с округлой вершиной, редкая, плохо охвоена (рис. 2, I). Порядок ветвления — 6—8. Нижние ветви на 66 % сформированы «проснувшимися» побегами. В среднем высота особей по сравнению с ранее описанными уровнями жизненности не изменяется, а размеры диаметров кроны и ствола в связи с угнетением уменьшаются (табл. 1—3). Число мутовок мертвых ветвей — 16—22. Доля кроны почти в 2 раза меньше по сравнению с деревьями нормальной жизненности.

Начиная с виргинильного (второго) (v_2) онтогенетического состояния развитие ели низкой и пониженной жизненности не разделялось, поскольку особи низкой жизненности большей частью отмирают на более ранних стадиях онтогенеза. Кроме того, в районе исследования большинство лесных массивов развивалось после рубок, и у елей виргинильного (второго)—генеративного (третьего) онтогенетических состояний выделяется 2 жизненности.

Деревьям низкой жизненности присущи признаки сильного угнетения, поскольку их развитие проходит в условиях светового голода. Они отличаются сильно замедленными темпами роста и развития и представляют собой резерв популяции на случай улучшения условий существования.

Онтогенез ели европейской в посадках (повышенная жизненность)

Ювенильные растения (j) — возраст 2 года, высота — 6—10 см, верхушечный прирост — до 6 см. Хвоя ювенильного типа. Корневая система поверхностно-стержневая или стержневая.

Возраст всех исследованных имматурных (первых) (im_1) особей 3 года. Крона густая, в мутовке наблюдается до 3 ветвей. Встречаются силептические побеги (Gruber, 1988). По сравнению с елочками нормальной жизненности увеличиваются верхушечный прирост, высота и доля кроны, остаются сходными тип хвои, порядок ветвления, диаметры кроны и ствола (табл. 1, 4). Корневая система поверхностно-стержневого типа. Активно развиваются придаточные корни (рис. 2, II).

Крона имматурных (вторых) (im_2) елей широкопирамидальная, густая, симметрично развитая (рис. 2, II). Порядок ветвления кроны — 4—5. По сравнению с особями нормальной жизненности возрастает верхушечный прирост, уменьшается время жизни хвои, значительно уменьшается разброс значений возраста, высоты и диаметра кроны (табл. 1, 4). Несмотря на то что эти особи растут при полной освещенности, их тип хвои остается теневым взрослым. Доля кроны составляет 84—98 % от высоты дерева. Процессы отмирания минимальны. Корневая система — поверхностно-якорного типа.

Виргинильные (v) особи. Имеющийся материал не позволяет выделить v_1- и v_2-состояния. Все ели имеют узкопирамидальную форму кроны. Величина годичного прироста ствола — 20—56 см. Порядок ветвления — 4—5. Хвоя теневая и полусветовая. Возраст и размеры по сравнению с деревьями других жизненностей невелики (табл. 4). На долю кроны приходится от 93 до 95 % от высоты дерева. Отмирание ветвей еще не началось. Корневая система поверхностно-якорного типа.

При хорошей освещенности часть деревьев начинает плодоносить уже на 13-м году жизни, переходя в генеративное (первое) (g_1) онтогенетическое состояние. Шишки расположены в верхней части кроны. Габитус генеративных первых особей сходен с виргинильными — форма кроны, порядок ветвления, длина годичного прироста ствола и темпы роста остаются такими же. Хвоя светового и полусветового типа. Высота деревьев и диаметр кроны примерно в 5—6 раз меньше по сравнению с деревьями нормальной жизненности (табл. 1, 4). Начинается отмирание ветвей в

ТАБЛИЦА 4

Морфологические показатели деревьев ели, произраставшей в посадках (повышенная жизненность)

Возрастное состояние	Абсолютный возраст, годы	Высота, м	Диаметр кроны, см	Диаметр основания ствола, см	Диаметр ствола на уровне груди, см
j	2.0 / —	0.08 / 0.06—0.10	—	0.15 / 0.1—0.2	—
im_1	3.0 / 0	0.32 / 0.26—0.38	10 / 6—15	0.5 / 0.4—0.7	—
im_2	8.4 / 7—9	0.61 / 0.57—0.67	55 / 42—75	2.1 / 1.6—2.9	—
v	9.1 / 8—10	1.4 / 1.0—1.8	93 / 81—108	3.1 / 2.1—3.8	0.8 / 0.5—0.9
g_1	15.3 / 13—19	3.1 / 2.2—4.0	168 / 108—250	5.4 / 4.0—6.6	3.5 / 2.1—6.2

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Возрастное состояние	Порядок ветвления	Текущий прирост, см	Доля кроны от общей высоты дерева, %	Возраст хвои, годы	Количество мертвых мутовок, шт.	Число шишек, шт.
j	1.0 / —	4.9 / 4.5—6.0	—	2.0 / —	—	—
im_1	2.9 / 2—3	16.3 / 12—19	79 / 72—86	2.0 / 0	—	—
im_2	4.4 / 4—5	8.4 / 3—15	90 / 84—93	4.0 / —	—	—
v	4.1 / 4—5	41.2 / 20—56	94 / 93—95	5.0 / 4—6	—	—
g_1	4.9 / 4—5	41.1 / 16—56	90 / 84—98	6.0 / 5—7	2.4 / 1—6	10.3 / 1—26

Примечание. Над чертой — среднее арифметическое значение; под чертой — минимальное и максимальное значения параметра. Возрастные состояния: j — ювенильное, im_1 — имматурное первое, im_2 — имматурное второе, v — виргинильное, g_1 — генеративное первое.

нижней части кроны — до 6 мутовок усохших ветвей. На долю кроны приходится от 84 до 98 %. Корневая система поверхностно-якорного типа.

Дальнейшее развитие ели европейской в посадках проследить не удалось.

Ели, росшие в посадках, демонстрируют потенциальные возможности скорости развития и роста ели в отсутствие фитоценотического пресса.

Выводы

Возрастные состояния ели определяются по набору признаков, наиболее характерные из которых: ювенильное — одноосность; имматурное (первое) — зонтиковидная форма кроны и появление 2-го порядка ветвления; имматурное (второе) — зонтиковидная или широкопирамидальная форма кроны и появление 4-го порядка ветвления, виргинильное (первое) — узкопирамидальная форма кроны, ускорение, по сравнению с имматурным периодом темпов роста, высота до 5 м; виргинильное

(второе) — узкопирамидальная форма кроны, темпы роста еще больше увеличиваются, высота более 5 м; генеративное (первое) — узкопирамидальная форма кроны, сохраняются быстрые темпы роста, появляются шишки; генеративное (второе) — пирамидально-цилиндрическая форма кроны и нахождение в первом ярусе древостоя; генеративное (третье) — пирамидально-цилиндрическая форма кроны с округлой вершиной, наибольшие размеры. Уровень жизненности растения в наибольшей мере сказывается на его темпах роста и развития. Самые быстрые темпы роста и развития наблюдались у растений, росших в посадках, самые замедленные — при низкой жизненности. Наиболее удобными признаками при определении жизненности являются: высота прикрепления кроны, наличие или отсутствие перевершиниваний, симметричность кроны, величина верхушечного прироста. Так, при нормальной жизненности крона должна быть симметричной, доля кроны от общей высоты дерева должна быть не меньше 60—70 %, ствол прямой, величина годичных приростов ствола без сильных вариаций. В противоположность, при низкой жизненности крона обычно развита несимметрично, доля кроны от общей высоты дерева обычно меньше 60 %, ствол часто слегка искривлен, годичные приросты ствола неравномерны, они то увеличиваются, то уменьшаются, и приросты последних лет минимальны. По ходу онтогенетического развития меняется положение ели в ярусах древостоя. В нижних ярусах леса независимо от жизненности располагаются ювенильные—виргинильные первые особи ели, а длительность их пребывания там зависит от жизненности. В этих онтогенетических состояниях ценотическая роль ели минимальна. Ко второму (среднему) ярусу древостоя относятся все виргинильные (вторые)—генеративные (первые) ели. Только к генеративному (второму) онтогенетическому состоянию при нормальной и пониженной жизненности ель достигает первого (верхнего) яруса древостоя и остается в нем до гибели. Именно на этих стадиях ценотическая роль ели максимально выражена. При нормальном уровне жизненности ель с большой вероятностью проходит все стадии развития от проростка до старого генеративного возрастного состояния — завершенный вариант онтогенеза. Ели пониженной и низкой жизненности имеют незавершенный онтогенез и отмирают в более ранних онтогенетических состояниях. Сенильное и субсенильное возрастные состояния, судя по имеющимся материалам и литературным данным, у хвойных очень редки. Исследование показало, что особи, имеющие разную жизненность, отличаются ценотическим поведением: 1) особи нормальной жизненности, отличаясь ранним и обильным семеношением, большой скоростью развития, выполняют в популяции функцию освоения новых территорий; 2) растения пониженной жизненности характеризуются замедленными темпами роста и развития, в исследованных лесных массивах их большинство, и они выполняют функцию удержания занятой территории и осуществления непрерывного оборота поколений в популяции; 3) особи низкой жизненности, имея сильно замедленные темпы роста и развития, проявляют стресс-толерантное поведение, направленное на формирование резерва популяции на случай улучшения ценотической обстановки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. И. Возобновление ели на вырубках. М., 1978. 130 с.

Булохов А. Д., Величкин Э. М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России (Брянская, Калужская, Смоленская области). Брянск, 1998. 380 с.

Вещикова Т. В. Сезонный рост и формирование корневой системы ели обыкновенной в таежной зоне европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1964. Т. 49. Вып. 1. С. 74—85.

Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 364 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Методические разработки. Деревья и кустарники. М., 1989. 106 с.

Евстигнеев О. И., Татаренкова Н. А. Онтогенез сосны обыкновенной в разных экологических условиях. М., 1995. 55 с. Деп. во ВНИИЦлесресурс. № 933-лх.

Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. С. 81—102.
Кожевникова Н. Д. Биология и экология тян-шанской ели (ценопопуляционный анализ). Фрунзе, 1982. 240 с.
Красильников П. К. К вопросу о классификации подземных органов деревьев и кустарников // Проблемы ботаники. Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 277—282.
Махатков И. Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1991. Т. 96. Вып. 6. С. 79—88.
Нухимовская Ю. Д. Онтогенез пихты сибирской в условиях Подмосковья // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1971. Т. 76. С. 105—112.
Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Л., 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7—204.
Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 431 с.
Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
Трескин П. П. Закономерности морфогенеза скелетной части кроны взрослой ели // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1983. С. 222—240.
Чистякова А. А. Дуб черешчатый // Диагнозы н ключн возрастных состояний лесных растений. Методические разработки. Деревья и кустарники. М., 1989. С. 18—25.
Gruber F. Die Anpassung der Fichtencrone (*Picea abies* (L.) Karst.) über die Triebbildungs arten // Schwiez. Z. Forstwesen. 1988. Jg. 139. N 3. S. 173—201.

SUMMARY

The life cycle of European spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in forest communities of Bryansk woodlands is studied. Eight stages in the life cycle and four levels of vitality depending on the light intensity are recognised. The characteristic features of each stage were described that allow to determine easily the ontogenetic stages of spruce in the communities.

УДК 577.95 : 582.893.6 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© **Л. В. Волкова**

ОНТОГЕНЕЗ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *CONIOSELINUM TATARICUM* (*APIACEAE*)

L. V. VOLKOVA. THE ONTOGENY AND BIOLOGICAL PECULIARITIES OF *CONIOSELINUM TATARICUM* (*APIACEAE*)

Центральный снбнрский ботаническнй сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 28.10.1999

Проведена периоднзация онтогенеза миоголетиего травянистого поликарпика *Conioselinum tataricum* (*Apiaceae*). В онтогенезе выявлено 4 возрастных пернода (латентиый, прегенеративный, генератнвный, постгенеративный) н 9 возрастных состоянні. Продолжительность онтогенеза — 30—35 лет. Вид размножается преимущественно семенным путем. Выявлено своеобразне рнтма сезонного развнтия растенні: налнчне летнего покоя у наиболее молодых (прегенератнвных) и старых особей, что иеобычно для видов местной флоры.
Ключевые слова: онтогенез, возрастное состояние, сезонный ритм.

Conioselinum tataricum Hoffm. — многолетний травянистый поликарпик. Распространен в лесной зоне по всей Средней Европе, в Западной и Восточной Сибири, в горных районах Средней Азии. Иногда встречается в степной зоне, в горах нередко поднимается до верхней границы леса. Типичный мезофит. Произрастает в разреженных темнохвойных, смешанных и березово-осиновых лесах, по их опушкам, оврагам, на лесных лугах, обычен по берегам речек, окраинам болот (Пименов, 1996).

В подпоясе черневых лесов Салаира гирчовник встречается в разнообразных растительных сообществах, предпочитая хорошо увлажненные экотопы. Вид никогда не бывает обилен, но постоянно присутствует в травяном ярусе различных ценозов. Сведения о биологии *C. tataricum* в литературе отсутствуют. В настоящем сообщении приводится описание онтогенеза и особенностей биологии *C. tataricum.*

Материалы и методы

Материал для анализа онтогенеза *C. tataricum* собран в подпоясе черневых лесов Салаира, в лесных и луговых местообитаниях вида. Периодизация онтогенеза проведена по схеме Работнова—Уранова (Ценопопуляции..., 1976). При определении возрастного состояния особей учитывался комплекс признаков строения их надземной и подземной сферы. Для характеристики каждого возрастного состояния использовано не менее 20 особей, всего проанализировано более 300 особей. При описании морфологии растений использована терминология, принятая в современных онтогенетических исследованиях (Онтогенетический..., 1997). Для характеристики латентного периода проведен посев свежесобранных семян на делянку в питомнике, подсев семян в естественный травостой, а также анатомо-морфологический анализ спелых семян (по методике: Израильсон, 1969).

В естественных условиях обитания и в условиях питомника на протяжении вегетационного сезона проводились фенологические наблюдения за развитием растений по общепринятым методикам (Бейдеман, 1954). Регистрация фенофаз сопровождалась измерением размеров побегов, листьев и других показателей развития особей.

Результаты

В онтогенезе *C. tataricum* выделены следующие возрастные периоды и состояния.

Латентный период

Семена *C. tataricum* (полуплодики-мерикарпии), осыпаясь осенью, прорастают только весной, после перезимовывания. На делянке в питомнике семена, высеянные в сентябре, начали прорастать во 2-й половине мая. Таким образом, продолжительность латентного периода составила около 8 мес. Анатомический анализ показал, что к моменту осыпания семена имеют недифференцированный зародыш. Семена подобного типа нуждаются в длительной стратификации и нередко в период дозревания требуют воздействия пониженных температур (Николаева и др., 1985). Всхожесть семян в питомнике составила 75—78 %. При подсеве *C. tataricum* в естественный травостой всходов не зарегистрировано.

Прегенеративный период

Всходы (рис. 1, *pl*). В естественных условиях обитания за период исследований всходы *C. tataricum* нами не обнаружены (как и в эксперименте с подсевом семян в ненарушенный травостой). В питомнике через 1—1.5 нед после прорастания семян и развертывания семядолей у всходов начинают появляться настоящие листья. Первый лист почти тройчатый, с крупнозубчатыми долями, последующие — дважды перистые, с округлыми конечными долями. Сформированный всход имеет розетку из 2—3 настоящих листьев, пару линейных семядольных листьев и утолщенный, неразветвленный главный корень.

Ювенильное состояние (рис. 1, *j*). Начинается со 2-го года жизни и продолжается 4—6 лет. Растение представлено моноподиально нарастающим розеточным побегом. Как правило, «розетка» образована единственным ассимилирующим

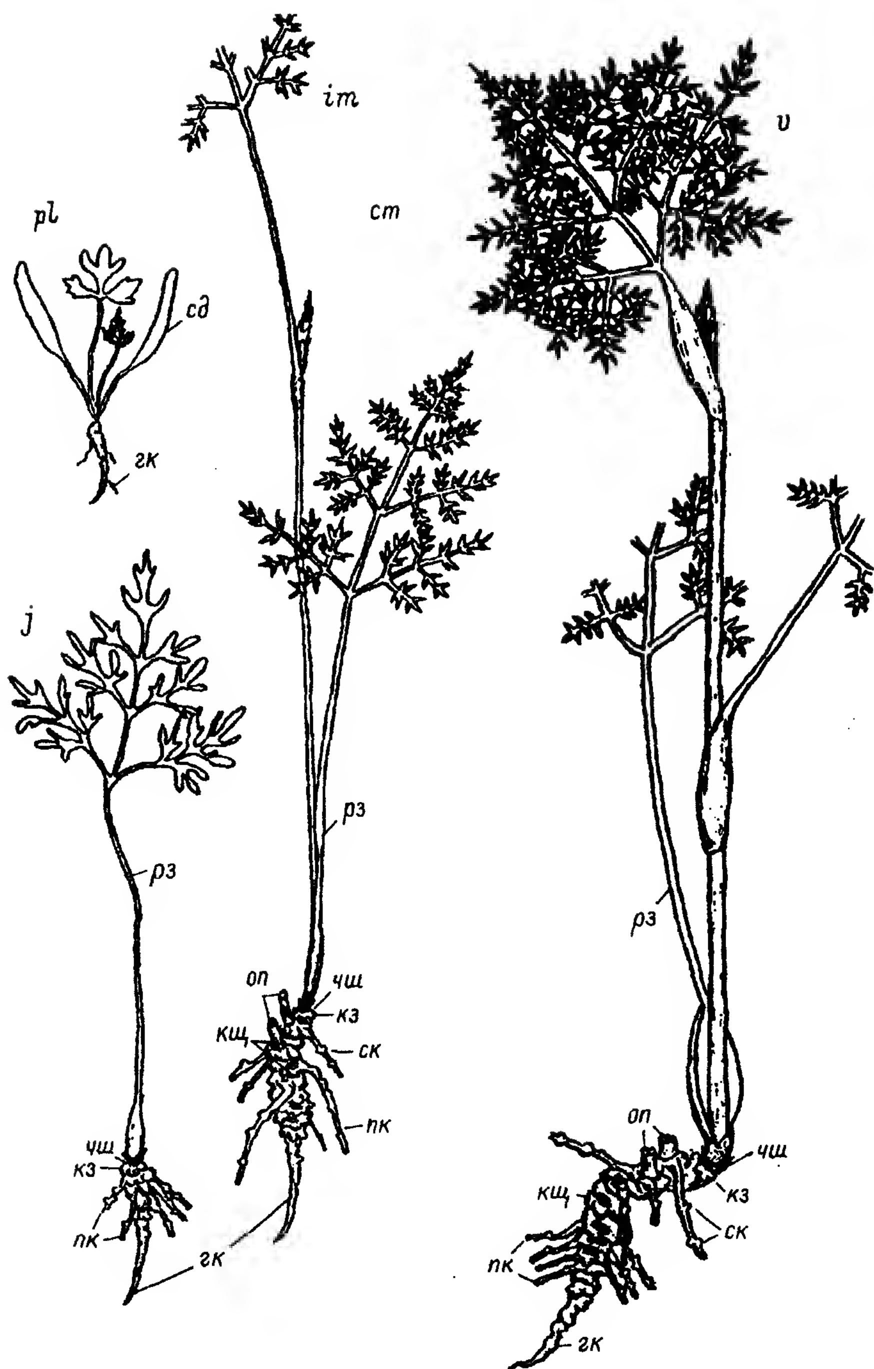


Рис. 1. Прегенеративные особи *Conioselinum tataricum* Hoffm.

pl — всход, *j* — ювенильная, *im* — имматурная, *v* — виргинильная; *гк* — главный корень, *кз* — зачатки придаточных корней, *кщ* — корневище, *пк* — придаточные корни, *ск* — места отрастания сезонных корней; листья: *оп* — остатки удлиненных побегов прошлых лет, *рз* — розеточный, *сд* — семядольный, *cm* — стеблевой, *чш* — чешуевидный.

листом на удлиненном черешке, а укороченная стеблевая часть несет сближенные чешуевидные листья. Листовые пластинки ассимилирующих листьев широкотреугольные, дважды-, триждыперистые; основание листового черешка расширено в удлиненное влагалище. В основании побегов формируется кольцо шаровидных образований — зачатки придаточных корней. На следующий вегетационный сезон каждый такой зачаток производит утолщенный, многолетний неразветвленный придаточный корень. Весной на этих корнях появляются группами тонкие белые корешки (на рисунке не показаны), которые к началу июля отмирают. Места образования сезонных корней хорошо заметны по остающимся кольцевым утолщениям на корнях.

Благодаря контрактильной деятельности главного и придаточных корней укороченная часть побега втягивается в почву, становится многолетней. Начинается формирование корневища, в первые годы вертикального.

Имматурное состояние (рис. 1, *im*). На 6—8-й год жизни особи верхушечная почка материнского побега реализуется в удлиненный побег с олиственным стеблем. В дальнейшем на протяжении всего онтогенеза особь производит только безрозеточные удлиненные моноциклические побеги — моноподиальный тип нарастания сменяется симподиальным.

Удлиненные побеги имматурных и более взрослых особей некоторыми чертами напоминают побеги безрозеточных, эпикотильных растений. Однако в их основании у *C. tataricum* всегда обнаруживается зона укороченных междоузлий, несущая чешуевидные листья, часто и один ассимилирующий лист (розеточный «прикорневой»). По типу побегов *C. tataricum* следует относить к полурозеточным растениям с непродолжительной (ювенильной) розеточной фазой в онтогенезе. Такие виды В. Н. Ворошилов (1960) назвал «ложнобезрозеточными».

Мощность годичных побегов на протяжении имматурного состояния (4—5 лет) изменяется незначительно. В среднем растения достигают высоты 20—40 см и развивают 2—3 стеблевых листа. Листья по форме и степени рассеченности мало отличаются от листьев взрослых растений, уступая им только в размерах. В подземной сфере продолжается формирование корневища, вертикального или косовертикального, и ежегодное образование очередного яруса придаточных корней.

Виргинильное состояние (рис. 1, *v*). Переход в виргинильное состояние сопровождается увеличением мощности корневища и надземных побегов. Растения достигают высоты 60—80 см в луговых ценозах, 120—140 см в осиновом лесу и разворачивают по 4—5 листьев. Корневище постепенно приобретает горизонтальное положение, располагаясь в поверхностном горизонте почвы. Длина его горизонтального участка достигает 8—10 см, диаметр 1.0—1.5 см, толщина придаточных корней — 5—7 мм. Главный корень в этом состоянии обычно сохраняется.

Несмотря на значительный запас почек возобновления (ежегодно формируется по 4—5 почек), в большинстве обследованных ценопопуляций взрослые растения на протяжении всего онтогенеза остаются однопобеговыми, а корневище одноосным, неветвящимся. Только в условиях хорошо увлажненных экотопов (по берегам водотоков, на крупнотравных лугах у подножий склонов) встречаются 2—3-побеговые виргинильные растения. Корневище таких особей начинает ветвиться, но, в связи с тем что его годичные приросты незначительны, заметного вегетативного разрастания особи не происходит.

Продолжительность виргинильного состояния около 4—5 лет, а прегенеративного периода в целом не менее 13—17 лет.

Генеративный период

В пределах генеративного периода можно выделить 3 группы особей разных возрастных состояний: молодые, средневозрастные и старые генеративные.

Молодые и старые генеративные особи по мощности побегов сходны с виргинильными растениями и практически не отличаются от них вплоть до появления соцветий.

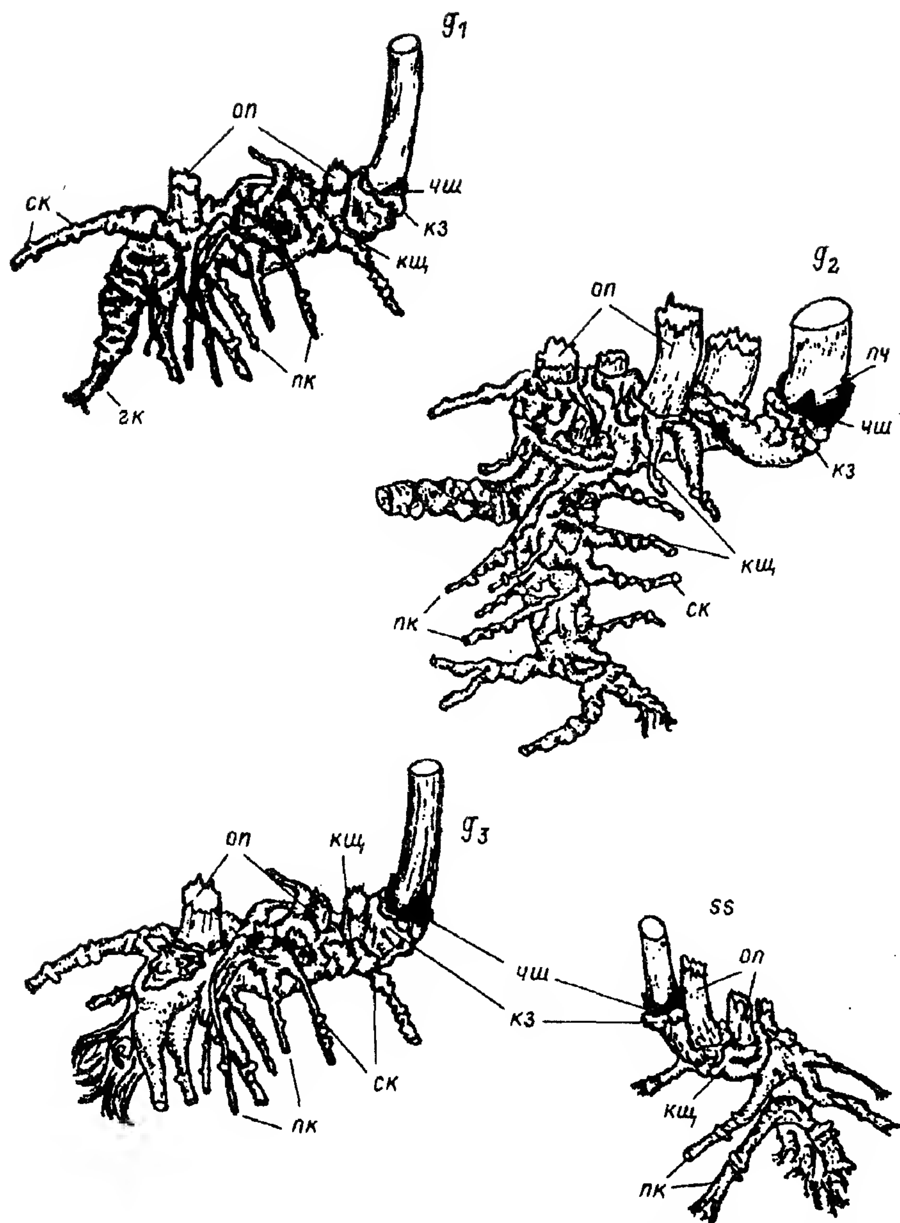


Рис. 2. Подземная многолетняя часть взрослых особей *Conioselinum tataricum* Hoffm.

Корневища: g_1 — молодой, g_2 — средневозрастной, g_3 — старых генеративных особей, *ss* — субсенильные особи; *пч* — почка возобновления в пазухе чешуевидного листа (лист удален). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

На верхушке стебля обычно развивается также по 1—2 побега обогащения, несущих соцветия 2-го порядка. Максимальной мощности особи достигают в средневозрастном генеративном состоянии: к моменту зацветания высота растений составляет 100—140 см в луговых ценозах, 200—230 см в осиновых лесах; на побегах разворачивается 6—7 листьев, формируется 2—3 побега обогащения, которые в свою очередь могут ветвиться, образуя соцветия 3-го порядка.

С наступлением генеративного периода начинается отмирание главного корня и разрушение базальных участков корневища (рис. 2, g_1). У средневозрастных генера-

тивных растений главный корень уже отсутствует (рис. 2, g_2). В старом генеративном состоянии регистрируются заметные колебания мощности годичных побегов, что хорошо видно по изменению диаметров их остатков на корневище (рис. 2, g_3). К этому возрасту корневище значительно разрушено, живым сохраняется лишь небольшой участок с относительным возрастом не более 6—8 лет. У растений с разветвленным корневищем происходит его старческая партикуляция, что следует рассматривать как вегетативное размножение (Смирнова и др., 1976). Дочерние особи по возрастному состоянию соответствуют материнской.

Зацветание *C. tataricum* приурочено к концу июля—началу августа, осыпание созревших семян начинается в сентябре. Семенная продуктивность растений значительно варьирует в разные годы, в среднем составляет 500—900 мерикарпиев. Это заметно ниже, чем у других видов зонтичных, произрастающих в тех же ценозах (Волкова, 1993). Связано это с тем, что для *C. tataricum*, как для многих зонтичных, характерна протерандрия цветения по типу *Libanotis* — последовательное развитие соцветий разных порядков, начиная с верхушечного (Пономарев, 1961). У *C. tataricum* семена в боковых соцветиях чаще всего не успевают сформироваться до конца вегетационного сезона и основным поставщиком семян является верхушечное соцветие.

Постгенеративный период

Включает субсенильное и сенильное возрастные состояния.

Продолжается прогрессирующее отмирание корневища, снижение мощности годичных побегов, прекращается образование крупных придаточных корней (рис. 2, *ss*). По размерам и развитию ассимилирующих побегов субсенильные особи сходны с имматурными. Нередко наблюдается отрастание розеточных побегов, подобных побегам ювенильных растений.

После отмирания главного корня абсолютный возраст особей не устанавливается. По числу годичных приростов корневища можно определить продолжительность возрастных состояний и периодов и составить представление об общей продолжительности онтогенеза. Первое цветение растений наблюдается на 14—18-й год жизни, длительность генеративного периода не менее 10—12 лет, постгенеративного — около 5—6 лет. Общая продолжительность онтогенеза *C. tataricum* достигает, таким образом, 30—35 лет. Около половины этого срока приходится на прегенеративное развитие. Следует отметить, что по темпам и продолжительности онтогенеза растения из лесных и луговых ценопопуляций существенно не различаются.

Фенологические наблюдения в естественной среде обитания выявили своеобразие сезонной ритмики развития *C. tataricum*. Уже с начала июля у наиболее молодых, а также постгенеративных растений начинается увядание и отмирание ассимилирующих листьев, что по времени совпадает с прекращением деятельности сезонных корней. К середине июля значительная часть особей *C. tataricum* по надземным побегам уже не обнаруживаются в травостоях. До наступления следующего вегетационного сезона они пребывают в ценозе в виде покоящихся корневищ с почками возобновления. Только наиболее мощно развитые — генеративные и отчасти виргинильные растения — продолжают рост и развитие на протяжении всего вегетационного сезона. Интересно, что в условиях питомника (растения разных возрастных состояний были высажены корневищами) на следующий год у большинства особей вегетация продолжалась до конца сезона. Переход к летнему покою зарегистрирован у единичных молодых растений. У остальных отмечалось только отмирание «прикорневого» листа (начало июля) и пожелтение 1—2 стеблевых листьев (2-я декада июля). Это свидетельствует о существенном влиянии фитоценотической обстановки на процессы сезонного развития *C. tataricum*.

Обсуждение результатов

В условиях крупнотравных фитоценозов черневых лесов Салаира *C. tataricum* полностью проходит онтогенез, растения цветут и плодоносят, достигают значительной мощности. Это говорит о благоприятных для вида условиях произрастания.

В то же время возобновление вида в ценозах затруднено. Вегетативное размножение особей наблюдается редко — только в особо благоприятных местообитаниях, к которым относятся хорошо увлажненные экотопы. Основной способ поддержания ценопопуляций — семенное размножение. Однако, несмотря на потенциально высокую всхожесть семян, в наших исследованиях в некоторых ценопопуляциях не обнаруживались не только всходы, но и вообще семенные растения моложе 5—6-летнего возраста. По-видимому, в этих ценопопуляциях семенное размножение вида происходит нерегулярно. Одной из причин может быть позднелетний ритм цветения вида. Вероятно, в отдельные, особо неблагоприятные годы, семена *C. tataricum* не успевают вызревать не только в боковых, но и в верхушечных соцветиях.

Другая причина, по-видимому, заключается в неблагоприятном воздействии ценотического фактора. Об этом свидетельствуют результаты экспериментов с посевом семян в питомник и в ненарушенный травостой естественных местообитаний.

О существенном влиянии ценотического фактора на развитие растений свидетельствует анализ ритма сезонного развития растений в разных условиях. В естественных ценозах состояние летнего покоя характерно для наименее мощных особей — молодых и стареющих. Их развитие происходит в толще травяного яруса и завершается к моменту его максимального смыкания. Наиболее мощные, генеративные и виргинильные особи, которые выносят ассимилирующие органы в верхние ярусы травостоя, продолжают вегетацию без летнего перерыва. В питомнике, в условиях устранения воздействия травяного яруса, переход в состояние летнего покоя зарегистрирован у единичных растений. Продолжительность вегетации особей зависит, таким образом, от способности растений противостоять конкурентному давлению со стороны травяного яруса. Одним из неблагоприятных для *C. tataricum* факторов, создаваемых травостоем, очевидно, является резкое ухудшение условий освещенности внутри травяного яруса во 2-й половине лета.

Состояние летнего покоя необычно для видов крупнотравных ценозов. Подобное явление более характерно для гемиэфемероидов степных и лесостепных областей, где имеет значение адаптация к засушливым периодам вегетационного сезона (Борисова, 1972). Образование сезонных, эфемерных корней также описывают у растений засушливых местообитаний, в том числе и у зонтичных (Янищевский, Первухина, 1948; Маркова, Медведева, 1968), или же для видов из местообитаний с переменным режимом увлажнения (Грушвицкий, 1965).

Район распространения черневых лесов на Салаире отличается высокой влагообеспеченностью и отсутствием летних засух даже в годы с недостаточным количеством осадков. Для крупнотравных сообществ Салаира наиболее существенным фактором экологии является постоянно высокая (в течение всего года) влажность корнеобитаемых слоев почвы (Экология сообществ..., 1991). В подобных условиях образование сезонных корней и необходимость летнего покоя не имеют экологического обоснования. Очевидно, укороченный период вегетации у *C. tataricum* сформировался в процессе становления вида в иных эколого-ценотических и климатических условиях.

В. Н. Ворошилов (1960), анализируя эволюцию ритмов развития травянистых растений, описывает ритмологическую группу видов (тип «женьшень»), для которых характерны черты, описанные нами для *C. tataricum*. Это — наличие розеточных, как правило, однолистных побегов в ювенильном состоянии и утрата розеточности у взрослых растений, хорошо развитые запасающие органы, медленные темпы созревания особей, замедленное прорастание семян. Происхождение видов этой группы автор связывает с предковыми формами, близкими к лесным эфемероидам, и считает, что наличие летнего покоя у этих растений может проявляться как

атавистический признак. Формирование феноритмотипа лесных эфемероидов у травянистых видов связывают прежде всего с адаптацией к сезонному изменению освещенности под пологом лесных ценозов (Горышина, 1975).

Можно предположить, что для *C. tataricum* в условиях черневых лесов таким «пологом» является собственно травяной ярус. На начальных этапах формирования травостоев развитие растений *C. tataricum* обеспечивает активная деятельность сезонных корней. При смыкании яруса условия для фотосинтеза внутри травостоя становятся неблагоприятными, и растения, существующие в толще яруса, переходят в состояние покоя. Взрослые особи за счет запаса пластических веществ, накопленных в многолетних органах, способны развивать более мощные побеги, которые выносят ассимилирующие органы на поверхность травяного яруса, что обеспечивает продолжение роста и развития растений. Таким образом, атавистический признак выступает в качестве адаптации к ценотическому стрессу, позволяя виду сохраняться в ценозах.

Если рассматривать черневое крупнотравье как целостную ценогенетическую группу (в понимании Н. Н. Лащинского, 1981), то следует признать, что по совокупности биологических свойств *C. tataricum* не является типичным представителем этой группы. Становление вида происходило в иных эколого-ценотических условиях. Широкое распространение *C. tataricum* в черневых лесах Салаира обусловлено наличием благоприятных для вида экотопов.

Своеобразие ритма сезонного развития *C. tataricum* затрудняет изучение численности и возрастной структуры ценопопуляций вида. Виргинильные и генеративные особи достоверно различаются лишь при появлении соцветий у последних — не ранее конца июля. К этому времени бóльшая часть прегенеративных и постгенеративные растения уже находятся в состоянии покоя и по надземным органам не обнаруживаются. Дифференциация возрастных состояний взрослых особей осложняется также тем, что у *C. tataricum* отсутствует характерная для многих травянистых видов онтогенетическая изменчивость листьев. В частности, у зонтичных обычно происходит увеличение расчлененности листовых пластинок на восходящей ветви онтогенеза и возврат к листьям ювенильного типа в старческом периоде, чего не наблюдается у *C. tataricum*.

Фенологические наблюдения на маркированных особях в питомнике показали, что возрастные состояния взрослых особей различаются по темпам и продолжительности линейного роста побегов. Вплоть до начала июля виргинильные, генеративные и субсенильные растения не обнаруживают этих различий. Затем у субсенильных растений рост побегов практически прекращается, у виргинильных интенсивность роста снижается (6—9 см за декаду), а генеративные особи сохраняют высокие темпы роста (18—20 см за декаду).

Подобный признак сложно учесть при полевом изучении ценопопуляций, тем не менее можно заключить, что для достоверного выявления численности и возрастной структуры ценопопуляций *C. tataricum* исключительно важно правильно выбрать сроки учета. Оптимальным сроком является 1-я декада июля, либо учет особей следует проводить на постоянной трансекте в несколько сроков.

Выводы

C. tataricum — многолетний короткокорневищный полурозеточный поликарпик, с розеточными моноподиально нарастающими побегами на начальных этапах онтогенеза и удлиненными безрозеточными (ложнобезрозеточными) моноциклическими, симподиально сменяющимися побегами — во взрослом состоянии. В условиях крупнотравных фитоценозов онтогенез *C. tataricum* следует характеризовать как полночленный с продолжительным прегенеративным периодом. Общая продолжительность онтогенеза 30—35 лет. Вегетативное размножение не характерно для вида. Основной способ возобновления — семенным путем. Семена (полуплодики-мерикар-

нии) к моменту осыпания имеют недоразвитый зародыш и нуждаются в длительном периоде покоя. Продолжительность латентного периода не менее 8 мес. Семенная продуктивность особей составляет 500—900 семян и подвержена значительным погодичным колебаниям, что связано с позднелетним ритмом цветения. Нестабильность семенной продуктивности особей обусловливает нерегулярность семенного размножения вида в ценозах. Специфическая особенность ритма сезонного развития *C. tataricum* — укороченный период вегетации значительной части популяции с переходом в состояние летнего покоя. В условиях крупнотравных сообществ Салаира подобная черта биологии вида, являясь, по-видимому, атавистическим признаком, играет роль адаптации к фитоценотическому стрессу и отражает невысокую конкурентную мощность вида. По совокупности биологических особенностей *C. tataricum* не является типичным представителем черневого крупнотравья как ценогенетической группы (в понимании Н. Н. Лащинского, 1981). Становление вида происходило в иной эколого-ценотической обстановке. Широкое распространение *C. tataricum* в черневых лесах Салаира обусловлено благоприятным для вида экологическим режимом крупнотравных сообществ. Изучение численности и структуры ценопопуляций следует проводить с учетом специфики ритма сезонного развития *C. tataricum*. Оптимальный срок для достоверного выявления всех онтогенетических групп — 1-я декада июля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бейдеман И. Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.; Л., 1954. 127 с.

Борисова И. В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботанка. Л., 1972. Т. 4. С. 5—9.

Волкова Л. В. Плодоношение зонтичных в черневых лесах Салаира // Снб. бнол. журн. 1993. № 4. С. 65—69.

Ворошилов В. Н. Ритм развнтня у растений. М., 1960. 135 с.

Горышина Т. К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л., 1975. 127 с.

Грушвицкий И. В. О некоторых особенностях жизнедеятельности и приспособлениях древних форм травянистых растений // Проблемы филогении растений. М., 1965. С. 34—41.

Израильсон В. Ф. Затрудненное прорастание семян видов рода *Bupleurum* L. Юго-Восточного Алтая и способы его преодоления: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1969. 24 с.

Лащинский Н. Н. Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск, 1981. 270 с.

Маркова Л. П., Медведева Л. И. Материалы к изучению подземных органов некоторых видов ферул из подрода *Peucedanoides* (Boiss.) Korov. // Растения семейства зонтнчных — источник биологическн актнвных веществ. Л., 1968. С. 149—173.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочннк по проращиванию покоящнхся семян. Л., 1985. 347 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 1—27.

Пименов М. Г. Семейство *Apiaceae*, или *Umbelliferae* // Флора Сибирн. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 172—174.

Пономарев А. Н. О протерандрин у зонтичных // Уч. зап. Пермского ун-та. 1961. Т. 18. Вып. 3. С. 27—31.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растеннй (основные понятия н структура). М., 1976. С. 14—43.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.

Экология сообществ черневых лесов Салаира. Новоснбирск, 1991. 72 с.

Янишевский Д. Е., Первухина Н. В. Некоторые данные к морфологической характеристике зонтнчных засушливых местообнтаний // Тр. БИН АН СССР. 1948. Сер. 4. Вып. 6. С. 242—275.

SUMMARY

The ontogeny and some biological characteristics of *Conioselinum tataricum* Hoffm. (*Apiaceae*) are studied. *Conioselinum tataricum* is a perennial polycarpic semi-rosette short-rootstock herb. Its ontogeny includes four periods (latent, pregenerative, generative and postgenerative) and nine age stages. The ontogeny duration is 30—35 years. Both young and old plants have summer dormancy, which is not typical of the aboriginal species.

УДК 581.5 : 582.736(—925.15) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© И. И. Гуреева,[1] Е. Е. Тимошок[2]

ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *GUELDENSTAEDTIA MONOPHYLLA* (*FABACEAE*) В ЮГО-ВОСТОЧНОМ АЛТАЕ

I. I. GUREYEVA, E. E. TIMOSHOK. THE ONTOGENY AND THE COENOPOPULATION STRUCTURE OF *GUELDENSTAEDTIA MONOPHYLLA* (*FABACEAE*) IN THE SOUTH-EASTERN ALTAI

[1] Томский государственный университет
[2] Филиал Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Томск
Поступила 21.06.1999

Приводятся данные по биоморфологии и популяционной биологии редкого вида *Gueldenstaedtia monophylla*.

Gueldenstaedtia monophylla Fisch. — редкий вид, включенный в Красные книги СССР (1984), РСФСР (1988), Алтая (1996). Цель настоящего исследования — изучение распространения, фитоценотической приуроченности, биоморфологии, онтогенеза и структуры популяций *G. monophylla* в Горном Алтае.

Изучение распространения *G. monophylla* по имеющимся гербарным сборам и литературным данным (Грубов, 1982; Курбатский, 1994; Губанов, 1996) показало, что ее ареал охватывает Алтай в пределах Республики Алтай и прилегающие районы Республики Тыва (Бий-Тайга, Хемчикская котловина), Северо-Западный Китай (Алтай), Внешнюю Монголию (котловина Больших озер — окр. г. Ховд, Восточная Гоби-Хатан-Булак, Алашаньская Гоби, Гобийский Алтай, Монгольский Алтай). По гербарным экземплярам, хранящимся в Гербарии Томского университета (ТК), на территории Республики Алтай известно 14 местонахождений вида: между реками Черной и Большой Яломан (Еломан) и в долине р. Большой Яломан (в низовьях) (найден в 1903 г. П. Крыловым), в долине Катуни близ устья р. Инн и близ перевоза Кор-Керчу (1905, 1906 гг., В. Сапожников), в Усть-Ине, по р. Иня выше Усть-Ини и между Иодро и Усть-Иней (1905, 1907, В. Верещагин; 1911, В. Сапожников), в устье р. Чуя (1909, В. Сапожников), по р. Большой Яломан (1927, Б. Шишкин), в устье р. Большой Ульгумен (1939, Г. Тюменцев). Ряд местонахождений вида по сборам, хранящимся в Гербарии Ботанического ин-та РАН (С.-Петербург, LE), приводит Г. П. Яковлев (1980). В последние годы выявлено новое местонахождение в отрогах Южно-Чуйского хребта (горный массив близ устья р. Себистей) (Намзалов, 1986).

В 1986—1988 гг. нашими исследованиями и гербарными сборами сотрудников Гербария и кафедры ботаники Томского ун-та были подтверждены местонахождения вида в устье р. Большой Яломан и в устье р. Чуя, отмеченные в 1903 г. П. Н. Крыловым и в 1909 г. В. В. Сапожниковым.

Приводим краткую характеристику наиболее типичных фитоценозов, в которых обитает *Gueldenstaedtia monophylla*.

1. Злаково-полынная петрофитная степь на выровненной вершине хребтика близ устья р. Большой Яломан. В составе фитоценоза отмечено 11 видов цветковых растений, общее проективное покрытие травостоя около 25 %. Доминируют *Artemisia frigida* Willd. (10 %) и *Stipa capillata* L. (5—7 %), с проективным покрытием около 3 % участвует *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., около 1 % составляет проективное покрытие *Gueldenstaedtia monophylla*, *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Polygala tenuifolia* Willd., *Astragalus stenoceras* C. A. Mey., *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz., *Eritrichium pectinatum* (Pall.) DC. и др.

2. Тимьяново-ковыльная степь на выровненном участке склона близ устья р. Большой Яломан. В травяном покрове с общим проективным покрытием около 40 % отмечено 13 видов. Доминируют *Stipa capillata* (10 %) и *Thymus serpyllum* L. (5 %), с меньшим проективным покрытием участвуют *Polygala tenuifolia* (3 %), *Potentilla acaulis* L. (3—4 %), *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. (3 %), с проективным покрытием около 1 % отмечены *Gueldenstaedtia monophylla*, *Chamaerodos erecta* (L.) Bunge, *Thesium refractum* C. A. Mey., *Veronica pinnata* L. и др.

3. Неустойчивый фитоценоз на крутом песчаном сыпучем склоне в 500 м от устья р. Большой Яломан. Травяной покров представлен немногочисленными особями 6 видов, среди которых преобладает *Artemisia frigida*. В меньшем обилии представлены *Gueldenstaedtia monophylla*, *Chamaerodos erecta* и *Echinops ruthenicus* Bieb., единично встречаются *Panzerina lanata* (L.) Sojak и *Matthiola deflexa* Bunge.

4. Разнотравно-злаково-осочковая кустарниковая петрофитная степь на выровненном участке склона в 1 км от устья р. Чуя. Разреженный кустарниковый ярус сформирован *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz и *Brachanthemum baranovii* (Krasch. et Poljak.) Krasch. В травяном покрове с общим проективным покрытием около 30 % насчитывается 21 вид; преобладают *Carex supina* Wild. ex Wahlenb. (5—7 %), *Agropyron cristatum* (3—5 %), с проективным покрытием около 1 % участвуют *Stipa capillata*, *Gueldenstaedtia monophylla*, *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Bupleurum scorzonerifolium* Willd., *Polygala tenuifolia*, *Veronica incana* L., *Eritrichium pectinatum*, *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey. и др.

5. Разнотравно-злаковая кустарниковая петрофитная степь на южном склоне в 2 км от устья р. Чуя. Очень разреженный кустарниковый ярус представлен *Caragana pygmaea*. В травяном покрове с общим проективным покрытием около 25 % участвуют 19 видов. С проективным покрытием 2—3 % в травяном покрове участвуют *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, с проективным покрытием 1—2 % представлены *Polygala tenuifolia*, *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort.; около 1 % составляет проективное покрытие *Aster alpinus* L., *Alyssum obovatum*, *Thymus serpillum*, *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Gueldenstaedtia monophylla* и др.

6. Неустойчивый фитоценоз на каменисто-галечниковом склоне близ устья р. Чуя. В составе фитоценоза отмечено 15 видов. Травяной покров очень разрежен и представлен немногочисленными особями каждого вида, располагающимися группами. В составе фитоценоза участвуют *Caragana pygmaea*, *Gueldenstaedtia monophylla*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Gypsophyla patrinii* Ser., *Goniolimon speciosum*, *Echinops ruthenicus*, *Agropyron cristatum*, *Androsace maxima* L. и др.

Все местонахождения, кроме 4-го и 6-го, в момент исследования входили в зону пастбищного использования (прогон и выпас овец и коз).

Материалы и методы исследований

Исследования проводились в Онгудайском р-не Республики Алтай в низовьях рек Чуя и Большой Яломан в 1988 г. Онтогенез и строение ценопопуляций (ЦП) *G. monophylla* изучали в 4 растительных сообществах (описания 1, 4, 5, 6). При изучении онтогенеза и демографии ценопопуляций *Gueldenstaedtia monophylla* были использованы концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988) и методы изучения ценопопуляций редких растений (Программа..., 1986). Согласно методам изучения биоморф и описания онтогенеза, необходима раскопка не менее 25 особей каждого онтогенетического (возрастного) состояния, что для вида, включенного в Красные книги разного ранга, недопустимо. Поэтому при изучении биоморф и описании онтогенеза *G. monophylla* откапывали по 5 особей каждого возрастного состояния, дополнительно для изучения морфологических признаков взрослых особей использовались фондовые материалы Гербария Томского ун-та. Для определения соотношения онтогенетических групп в

ценопопуляциях и построения онтогенетических спектров использовали подразделение на прегенеративный, генеративный и постгенеративный периоды онтогенеза, поскольку это позволяет определить принадлежность особи к периоду онтогенеза без проведения раскопок и нарушения ценопопуляций и вместе с тем сделать выводы о состоянии ценопопуляции в данный момент времени. Для изучения плотности и онтогенетической структуры ценопопуляций *G. monophylla* в сообществах закладывались трансекты, разделенные на площадки 1 м^2. На площадках подсчитывали общее число особей вида для определения плотности ценопопуляции и число прегенеративных, генеративных и постгенеративных особей для определения онтогенетических спектров; в качестве счетной единицы использовалась морфологически целостная особь.

Биоморфология *Gueldenstaedtia monophylla*

G. monophylla — травянистый поликарпический летне-зимнезеленый стержнекорневой многолетник с простым или ветвистым каудексом.

Корневая система состоит из вертикального главного корня, который в процессе онтогенеза утолщается и приобретает коническую форму, и боковых корней. Ветвление корня слабое, наиболее крупные боковые корни располагаются в базальной части и имеют горизонтальное направление. Корень обладает контрактильной способностью, на что указывают поперечные морщинки, особенно заметные в базальной части. Корень гибкий, волокнистый, прочный на разрыв.

Надземные побеги у взрослых особей 2 типов: главные вегетативные розеточные и пазушные удлиненные генеративные. Подземная побеговая часть представлена простым или ветвистым вертикальным каудексом, который формируется в процессе онтогенеза эпигеогенно при втягивании в почву оси (осей) розеточных побегов. Нижней границей каудекса является утолщенный гипокотиль, по диаметру значительно превышающий каудекс и переходящий в утолщенный главный корень. На каудексе продолжительное время видны листовые рубцы, а его верхняя часть густо покрыта основаниями черешков (с прилистниками) отмерших листьев, в пазухах которых располагаются спящие почки, заложившиеся еще в пазухах живых листьев. Ось каудекса представляет собой результат неопределенно долгого моноподиального нарастания за счет деятельности меристемы верхушечной почки главного розеточного побега или образуется в результате последовательной деятельности верхушечных почек боковых розеточных побегов, образующихся из спящих почек в случае отмирания верхушечной почки главного розеточного побега и последовательного отмирания после неопределенно долгого моноподиального нарастания боковых розеточных побегов, замещающих главный и последующие. Отмирание главного и последующих розеточных побегов вызвано внешними причинами — повреждением верхушечной почки заморозками, засыпанием щебнем, песком, мелкоземом, повреждением при вытаптывании или скусывании скотом. После отмирания верхушечной почки розеточного побега из ближайшей к поверхности субстрата спящей почки образуется боковой розеточный побег, постепенно нарастающий в том же направлении, что и предыдущий. Если в рост трогается не одна, а 2—3 почки, то постепенно образуется ветвистый каудекс. Как правило, каждая последующая ось каудекса, образовавшаяся из спящих почек, слабее предыдущей. Редко при отмирании верхушечной почки главной розетки просыпаются почки, расположенные в средней или базальной части каудекса; из них образуются тонкие побеги с удлиненными междоузлиями и чешуевидными листьями, которые при выходе на поверхность дают розеточный побег. В случае отмирания главного розеточного побега на ранних стадиях развития растения, из почек, заложившихся еще в пазухах семядольных листьев, образуются 2 равноценные оси каудекса.

Листья густо прижато волосистые, на длинных прижато волосистых черешках с ланцетовидными (3—4 мм дл.) высоко сросшимися между собой реснитчатыми прилистниками, простые, образовавшиеся из непарно-перистосложных путем редукции

всех пар листочков, кроме последнего непарного. Очень редко встречаются листья с хорошо развитым конечным листочком и дополнительной парой недоразвитых листочков. Листочек округло-ромбовидный, округлый или почковидный, сидит на очень коротком черешочке, который прикрепляется к рахису с помощью сочленения, по которому он опадает, а рахис остается еще длительное время на каудексе. Листья зимуют и сохраняются некоторое время после развития листьев текущего года. Весной после схода снега в розетках присутствуют листья 2 генераций: прошлогодние, более крупные, расположенные по периферии, и начавшие отрастать листья текущего года — в центре. В середине вегетационного периода прошлогодние листья отмирают, листья текущего года, образовавшиеся первыми, достигают наибольших размеров, кроме того, в течение вегетационного сезона продолжается заложение и разворачивание новых листьев. Поэтому в составе розетки присутствуют листья разных размеров и на разных стадиях развития. Обычно в розетках взрослых особей можно видеть 3—5 крупных листьев, 2—4 мелких и 1—2 крупных листовых зачатка.

Генеративные побеги (цветочные стрелки) безлистные пазушные полициклические, монокарпические, распростертые, на верхушке приподнимающиеся, превышающие длину листьев (3—13 см дл.). Закладываются они в пазухах примордиев листьев в верхушечной почке, в течение 2—3 лет идет формирование стрелки и зачатков цветков. Зацветают побеги на 3-й год, т. е. цветущие побеги располагаются в пазухах уже опавших листьев.

Вегетативное размножение у *G. monophylla* полностью отсутствует, не наблюдается даже сенильной партикуляции, поскольку гипокотиль и главный корень сохраняются до конца жизни, а отдельные оси каудекса, даже если предположить их отделение по какой-либо внешней причине, не могут существовать без главного корня, поскольку на каудексе не образуются придаточные корни, которые могли бы обеспечить автономное существование партикулы.

Описанные особенности строения особей *G. monophylla* позволяют виду существовать в неустойчивых или постоянно нарушаемых сухих местообитаниях. Длительно сохраняющийся длинный стержневой корень закрепляет особь на склонах и поставляет к надземным побегам воду и минеральные вещества с довольно большой глубины. Волокнистое внутреннее строение корня увеличивает его прочность на разрыв, что очень важно при сдвигании грунта на склонах и осыпях. Запас спящих почек на каудексе обеспечивает способность образовывать розеточные побеги при повреждении или засыпании щебнем существующих. Такие биоморфологические особенности обеспечивают виду конкурентоспособность в неустойчивых и нарушаемых склоновых местообитаниях.

Периодизация онтогенеза *Gueldenstaedtia monophylla*

В онтогенезе *G. monophylla* выделено 4 периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный и 8 онтогенетических (возрастных) состояний.

Латентный период представлен покоящимися семенами. Семена 2—3 мм в диам., плоские, по форме напоминают запятую, коричневые, с ямчатой поверхностью (рис. 1, *а*), в числе 6—9 заключены в линейно-цилиндрический при созревании коричневый боб 1.5—3 см дл., разбрасываются скручиванием створок. Прорастание семян надземное. В естественных условиях проростки появляются в конце мая—начале июня. В лабораторных условиях семена через 9 мес хранения проросли на 5-й день, всхожесть без стратификации составила в среднем 66 %.

Прегенеративный период представлен проростками, ювенильным, имматурным и виргинильным онтогенетическими состояниями.

Проростки (*р*) (рис. 1, *б*) — маленькие растения до 1.5—2 см выс. На ранних стадиях развития имеют 2 супротивных эллиптических семядольных листа 4—6 мм дл. и 2.5—3 мм шир., гипокотиль и главный корень, на более поздних стадиях, кроме того, один настоящий лист и 1—2 зачатка листа. Настоящий лист округло-ромбовидный 0.4—0.7 см дл. и почти такой же ширины, с почти клиновидным

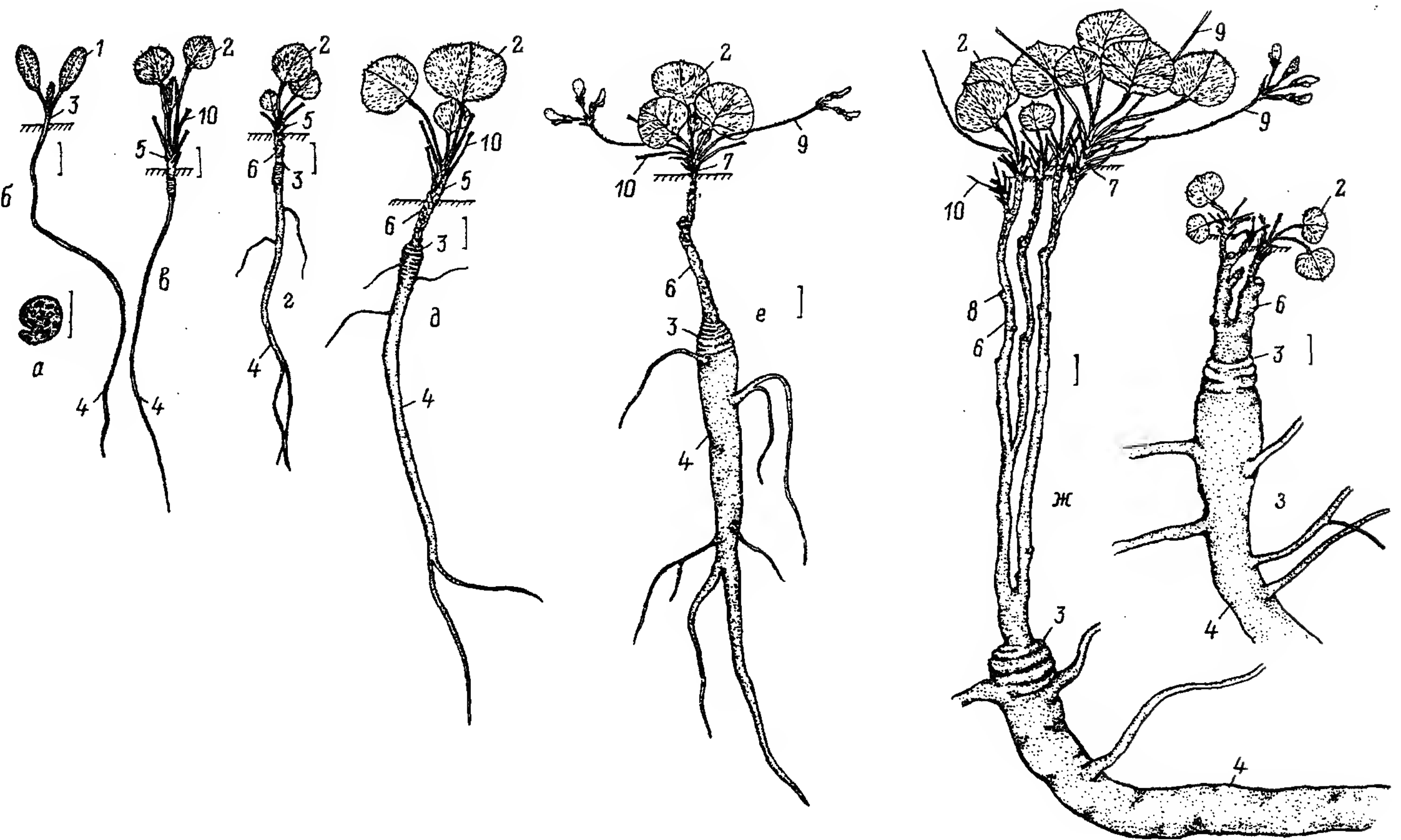


Рис. 1. Онтогенетические состояния *Gueldenstaedtia monophylla*.

а — семя, *б* — проросток, *в* — ювенильная особь, *г* — имматурная особь, *д* — виргинильная особь, *е* — молодая генеративная особь, *ж* — средневозрастная генеративная особь, *з* — субсенильная особь. *1* — семядольные листья, *2* — настоящие листья, *3* — гипокотиль, *4* — главный корень, *5* — главный розеточный побег, *6* — каудекс, *7* — боковые розеточные побеги, *8* — «пеньки» от отмерших розеточных побегов, *9* — генеративный побег, *10* — рахисы опавших листьев. Часть листьев и генеративных побегов не показана, главный и боковые корни у средневозрастной генеративной и субсенильной особей показаны не полностью. Масштабная линейка: *а*, *б* — 1 мм, *в*—*з* — 1 см.

основанием и островатой верхушкой, с обеих сторон густо прижато опушен белыми щетиновидными волосками. Главный стержневой корень намного длиннее надземной части (5—10 см дл.), светлый, не утолщен. Апекс имеет 2 зачатка листьев: один развитый, дифференцированный на прилистники, пластинку и черешок, второй состоит из прилистников и бугорка — зачатка пластинки листа между ними. Продолжительность онтогенетического состояния 1.5—2 мес.

Ювенильные (*j*) растения (рис. 1, *в*) 2—4 см выс. имеют главный вегетативный розеточный побег с 2—5 листьями (1—3 крупных и 1—2 мелких). Листья почти округлые со слегка клиновидным или плоским основанием, на верхушке островатые, округлые или (редко) выемчатые, густо, особенно с нижней стороны, прижато опушенные. Постепенное втягивание розетки в почву приводит к образованию первой вертикальной оси каудекса 3—10 мм дл. и 2—3 мм в диам. На оси каудекса имеются спящие почки, образовавшиеся еще в пазухах живых листьев. У ювенильных растений 1-го года остатков рахисов нет, у растений 2-го и последующих годов жизни после опадения листочка рахис остается в составе розетки. Гипокотиль поперечно морщинистый, не утолщен или слегка утолщен. Главный корень длинный (до 15 см дл.), в 3—7 раз превышает по длине надземную часть, не утолщен или слабо утолщен в базальной части, слабо ветвится, ветвление одного порядка. Покровная ткань корня и гипокотиля не опробковевшая, светлая. Возраст ювенильных растений составляет 1—4 года.

Имматурные (*im*) растения (рис. 1, *г*) имеют главный вегетативный розеточный побег с 3—6 листьями, из них 1—3 крупных (10—13 мм дл. и такой же ширины или шире) и 1—2 мелких. Листья округлой или округло-яйцевидной формы с плоским основанием и островатой или округлой верхушкой. Ось каудекса 1—3.5 см дл. и 2—3 мм в диам., переход от гипокотиля к каудексу слабо заметен. Гипокотиль утолщен до 3—4 мм в диам., с поперечными морщинками. Главный корень 10—20 см дл., почти по всей длине равномерно утолщен до 2—3 мм в диам., покрывается пробкой. Близ верхушки образуется боковой корень, поэтому она выглядит раздвоенной, в остальной части корня боковых корней мало и они тонкие. Возраст имматурных растений около 4—7 лет.

Виргинильные (*v*) растения (рис. 1, *д*) имеют главный вегетативный розеточный побег с 3—7 листьями, из которых 2—4 крупных и 1—3 мелких. Каудекс достигает 5—7 см дл. и 3—7 мм в диам., несет значительное количество спящих почек и густо покрыт остатками оснований черешков с прилистниками, в верхней части — многочисленными рахисами листьев. При отмирании под действием внешних причин верхушечной почки главный розеточный побег может замещаться боковым, развивающимся из спящей почки. В этом случае на каудексе остается след («пенек») от отмершей главной розетки. Гипокотиль и главный корень явно утолщены, по диаметру превышают каудекс. Переход от гипокотиля к каудексу хорошо заметен. Длина главного корня достигает 15—25 см, диаметр в самой утолщенной части 5—8 мм. Боковые корни немногочисленные, тонкие, простые или (реже) ветвистые. Покровные ткани на гипокотиле и главном корне утолщаются и опробковевают, корка нередко растрескивается. Возраст виргинильных растений около 10—15 лет.

Переход в генеративный период онтогенеза особей *G. monophylla* маркируется образованием пазушных генеративных побегов. Отдельные возрастные состояния внутри периода выделяются с трудом, главным образом на основе количественных признаков: количество листьев, генеративных побегов, размеров каудекса и корня. Признаков отмирания каких-либо органов по естественным причинам у генеративных особей не обнаружено. В генеративном периоде выделено 3 онтогенетических состояния — молодое, средневозрастное н стареющее генеративное.

Побеговая система молодых генеративных (g_1) растений (рис. 1, *е*) может быть представлена главным вегетативным розеточным побегом, главным и боковым (боковыми) розеточными побегами, либо главный побег отмирает, а развиваются один или несколько боковых розеточных побегов, и удлиненными безлистными пазушными генеративными побегами. Розеточные побеги несут по 5—7 листьев, находящихся на разных стадиях развития; наиболее развитые листья округло-почковидные, 1.5—

2.0 см дл. и 2.3—3.0 см шир., с обеих сторон густо прижато опушенные, молодые листья от опушения серебристые. Генеративные побеги в числе 2—3 на розетке, с 2—4 цветками каждый. Каудекс 1—3-осный, 3—8 см дл. и 4—8 мм в диам., в базальной части голый, в остальной части покрыт основаниями черешков с прилистниками, в верхней части с многочисленными рахисами; на каудексе заметны «пеньки» от отмерших или недоразвитых побегов, образующихся из спящих почек. Гипокотиль и основание главного корня утолщаются до 1—1.5 см в диам. Переход от утолщенного гипокотиля к каудексу хорошо заметен. Главный корень мощный, 20—30 см дл. и 8—12 мм в диам., покрыт многослойной пробкой, внутренняя часть корня волокнистая. Возраст молодых генеративных растений определить трудно, так как листовые рубцы в нижней части каудекса плохо различимы. Предположительно он составляет около 15—20 лет.

Побеговая система средневозрастных генеративных (g_2) растений (рис. 1, *ж*) представлена, как правило, боковыми вегетативными розеточными побегами 1-го и последующих порядков, формирующих ветвистый каудекс, и удлиненными безлистными пазушными генеративными побегами. Обычно средневозрастная генеративная особь имеет 3—5-осный каудекс. Длина каудекса у особей из разных местообитаний значительно отличается. При сильном вытаптывании моноподиальное нарастание розетки недолгое, чаще происходит перевершинивание, длина замещающих друг друга ветвей каудекса последовательных порядков невелика (0.8—3 см), а общая длина каудекса составляет 6—10 см. У особей, растущих на легком рыхлом субстрате в местообитаниях, где вытаптывание отсутствует или слабое, моноподиальное нарастание за счет деятельности одной верхушечной почки более длительное, отдельные моноподии достигают 4—6 см дл., а общая длина каудекса может составить 24—32 см. Оси каудекса на большом протяжении голые, покрыты опробковевшей корой, в верхней части густо покрыты основаниями черешков с прилистниками и многочисленными рахисами. На осях каудекса видны «пеньки» от отмерших или недоразвитых розеток. В верхней части каудекса в пазухах черешков отмерших листьев имеется большой запас спящих почек, у основания каудекса они отмирают или покрываются пробкой. Листовые рубцы различимы лишь в верхних частях каудекса, в нижних частях они полностью сглаживаются. Соответственно количеству осей каудекса средневозрастная особь имеет 3—5 розеток, в каждой из которых развивается 4—12 листьев такой же формы, как и у молодых генеративных. Генеративные побеги в числе 3—5 на каждой розетке, на каждом из них образуется по 2—6 цветков. Гипокотиль и корень в базальной части сильно утолщены — до 2—3 см в диам., на остальном протяжении корень мощный, до 1.3—2 см в диам. и свыше 20—35 см дл., покрыт многослойной растрескивающейся пробкой. Боковые корни, находящиеся в базальной части главного корня, утолщаются. Вероятный возраст средневозрастных генеративных растений — 30—40 лет.

Признаки старения у *G. monophylla* выражены слабо. Крайне редко в исследованных ценопопуляциях встречались стареющие генеративные особи (g_3) и особи, которые можно отнести к субсенильному (*ss*) состоянию (это могут быть и временно не цветущие стареющие генеративные особи). Старение особей выражается в несоответствии развития надземных и подземных органов: мощно развитый корень и ветвистый каудекс несут слабо развитые розетки с мелкими листьями, по размерам соответствующие имматурным, и малым количеством (1—2) генеративных побегов, которые развивают по 2 цветка; в появлении на корне и утолщенном гипокотиле отмерших участков и «дуплистости»; в отмирании основных ветвей каудекса и появлении слабых ветвей из спящих почек, находящихся в его основании (рис. 1, *з*).

Структура ценопопуляций *Gueldenstaedtia monophylla*

Ценопопуляции *G. monophylla* характеризуются низким проективным покрытием — около 1—2 % и контагиозным распределением особей по площади ценоза: особи располагаются разновозрастными скоплениями, между которыми отсутствуют

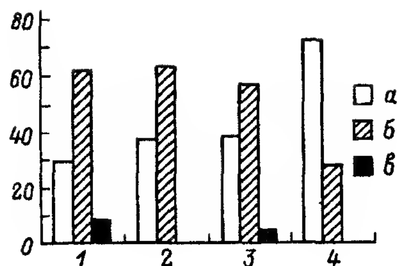


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Gueldenstaedtia monophylla*.

Периоды: *а* — прегенеративный, *б* — генеративный, *в* — постгенеративный. По оси абсцисс — номера ценопопуляций (объяснения в тексте); по оси ординат — доля особей определенного онтогенетического периода, %.

или встречаются рассеянно. Контагиозное распределение особей связано, по-видимому, с недалеким рассеиванием семян от производящих их особей, в связи с чем недалеко от генеративных особей располагаются группы проростков и подроста.

Наиболее высокая средняя плотность особей — 18.2 ± 2.2 ос./м² при варьировании числа особей на учетных площадках от 0 до 30, — отмечена в разнотравно-злаково-осочковой кустарниковой петрофитной степи (1 км от устья р. Чуя, ЦП 2). В злаково-полынно петрофитной степи (р. Большой Яломан, ЦП 1) средняя плотность составляла 11.3 ± 2.8 ос./м² при варьировании от 0 до 46; на галечниковом склоне к р. Чуя (ЦП 4) — 11.2 ± 4.1 ос./м² при варьировании от 0 до 37. Наиболее низкая плотность отмечена в разнотравно-злаковой петрофитной степи (2 км от устья р. Чуя, ЦП 3) — 2.8 ± 1.1 ос./м² при варьировании числа особей от 2 до 9.

В онтогенетических спектрах (рис. 2) ценопопуляций *G. monophylla* в степных фитоценозах в устойчивых местообитаниях (ЦП 1—3) преобладают генеративные особи, составляя от 58 до 63 % от общего числа особей, довольно значительно участие прегенеративных особей, которые в степных фитоценозах составляют 29—38 %. В неустойчивом местообитании на каменисто-галечниковом склоне (ЦП 4) содержание генеративных особей существенно ниже — 28 %, преобладающее положение занимают прегенеративные особи, составляя 72 %, причем 71 % из них приходится на проростки и ювенильные растения. Субсенильные и сенильные особи в исследованных ценопопуляциях представлены незначительно (ЦП 1, 3) или отсутствуют (ЦП 2, 4). Сходный характер онтогенетических спектров ценопопуляций *G. monophylla* в сформированных степных ценозах и резкое отличие их от онтогенетического спектра в фитоценозе в неустойчивом местообитании свидетельствуют о разных условиях для возобновления и приживания проростков в разных местообитаниях. В 1-м случае прорастание семян и приживание проростков, вероятно, затрудняют задернованность почвы злаками, слабая конкурентная способность проростков и ювенильных особей *G. monophylla* по сравнению со злаками и слабая устойчивость молодых растений к вытаптыванию и выбиванию скотом. Вместе с тем прижившиеся и закрепившиеся особи, достигнув генеративного состояния, накапливаются в ценопопуляции благодаря высокой продолжительности этого периода онтогенеза. Во 2-м случае в местообитании имеется много благоприятных мест для прорастания семян, но, вследствие неустойчивости местообитания (постоянное осыпание гальки и камней на крутом склоне под действием силы тяжести), большая часть проростков элиминируется. Однако и в этом местообитании часть особей достигает генеративного состояния и закрепляется в составе фитоценоза.

Заключение

Проведенные исследования показали, что популяции *Gueldenstaedtia monophylla* устойчиво сохраняются в течение последних 85 лет в нижнем течении р. Большой Яломан и в устье р. Чуя. Самоподдержание ценопопуляций осуществляется только

семенным путем. Онтогенетические спектры в степных сообществах в устойчивых местообитаниях (петрофитные варианты настоящих крупнодерновинных и мелкодерновинных степей) характеризуются преобладанием генеративных особей, в фитоценозах в неустойчивых местообитаниях (каменисто-галечниковый склон) — преобладанием прегенеративных особей. Устойчивость ценопопуляций *G. monophylla* связана с высокой продолжительностью жизни особей (особенно в генеративном состоянии) и нерегулярным, но достаточным семенным размножением.

Умеренный выпас скота не сказывается отрицательно на существовании ценопопуляций *G. monophylla*, поскольку снижает ее конкуренцию со злаками и приводит к образованию свободных мест, пригодных для прорастания семян и приживания проростков. Интенсивный выпас скота может оказать отрицательное воздействие на ценопопуляции *G. monophylla*, поскольку при этом гибнут розеточные побеги, повреждаются генеративные побеги или нарушается их образование, вследствие чего значительно уменьшается число созревших семян, вытаптываются проростки и более слабый в конкурентном отношении по сравнению со взрослыми особями подрост.

G. monophylla должна быть включена в последующие издания Красных книг со статусом 2 (V), во всех или хотя бы в самых крупных длительно существующих ценопопуляциях в устье р. Чуя и в нижнем течении р. Большой Яломан рекомендуется проводить регулярные наблюдения за состоянием ценопопуляций *G. monophylla* и снизить интенсивность использования фитоценозов с ее участием.

Благодарности

Авторы благодарят сотрудников кафедры ботаники и Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета Е. Г. Наумову, М. В. Олонову, А. И. Пяк, С. А. Шереметову за помощь в сборе полевых материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 441 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (Сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1984. Изд. 2-е. Т. 2. 204 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.

Красная книга Республики Алтай. Растения. Новосибирск, 1996. 127 с.

Курбатский В. И. Gueldenstaedtia Fischer — Гюльденштедтия // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 151—152.

Намзалов Б. Б. Гюльденштедтия однолистная — *Gueldenstaedtia monophilla* Fisch. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 77—83.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов Красной книги СССР. М., 1986. 33 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. М.; Л., 1950. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7—204.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. наукн. 1975. № 2. С. 7—34.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988.

Яковлев Г. П. О роде *Gueldenstaedtia* Fisch. (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 104—107.

SUMMARY

Biomorphology, ontogeny and structure of coenopopulations of *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. were studied in the most typical habitats of the Altai mountains. Four periods and eight

ontogenetic stages are distinguished. The coenopopulations have low projective cover degree and density of individuals (2.8—18.2). Coenopopulations are characterized by the seed self-reproduction and their stability is caused by the longevity of their individuals.

УДК 574.24 : 504.53.054 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© Т. В. Жуйкова, В. С. Безель, В. Н. Позолотина

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА *TARAXACUM OFFICINALE* s. l. В УСЛОВИЯХ ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

T. V. ZHUIKOVA, V. S. BEZEL, V. N. POZOLOTINA. DEMOGRAPHIC STRUCTURE OF *TARAXACUM OFFICINALE* s. l. (*ASTERACEAE*) IN A CHEMICALLY POLLUTED ENVIRONMENT

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Поступила 08.06.1999

Проведено исследование эколого-демографической структуры ценопопуляций *Taraxacum officinale* s. l., произрастающих в градиенте токсического загрязнения почв тяжелыми металлами. Все исследованные ценопопуляции полночленные молодые или зрелые. Ценопопуляции минимально загрязненных участков являются дефинитивными, максимально загрязненных — сукцессивными. Влияние химического стресса на наиболее загрязненных участках проявляется в резком колебании численности растений прегенеративной фракции.

Ценотические популяции отдельных видов растений, составляющих фитоценоз, представляют собой сложные системы надорганизменного уровня. Исследование строения, свойств и динамики последних позволяет вскрыть процессы, происходящие в ценозе и определить их реакцию на внешнее воздействие (Работнов, 1950, 1969; Корчагин, 1964; Уранов, 1967; Рысин, Казанцева, 1975; Заугольнова, 1977; Жукова, 1995). Одновременное изучение возрастного состава и численности ценопопуляций дает возможность выявить основные пути реагирования растений на антропогенное и техногенное воздействие. В ряде работ (Трулевич, 1962; Заугольнова, 1977) прослеживаются следующие механизмы реагирования ценопопуляций на внешние воздействия: изменение жизненного состояния особей и ценопопуляции в целом, которое выражается в снижении или увеличении мощности растений и их отдельных частей, изменение численности особей в ценопопуляции и характера (типа) возрастного спектра. Более динамичными признаками являются численность и жизненное состояние особей, более стабилен — возрастной спектр. Резкое изменение последнего обычно связано с интенсивным внешним влиянием на ценоз. К числу факторов, воздействующих на демографическую структуру ценопопуляций наряду с геоботаническими, климатическими и погодными (Кожевникова, Трулевич, 1971), следует отнести и факторы антропогенные, в том числе химическое загрязнение среды обитания.

Целью настоящей работы было изучение эколого-демографической структуры ценопопуляции одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s. l.) (Определитель..., 1994), произрастающих в градиенте токсического загрязнения почв тяжелыми металлами.

Материал и методика

Исследования эколого-демографической структуры ценопопуляции *T. officinale* проводили в полевые сезоны 1996—1998 гг. на Среднем Урале в районе крупного промышленного центра (г. Нижний Тагил). Изучено 7 ценопопуляций, произрастаю-

Демографические параметры ценопопуляций *Taraxacum officinale*

Исследуемые ценопопуляции	S_i, отн. ед.	n, шт. на 0.25 м^2	n, ln (n + 1)	Δ 2 arcsin $\sqrt{\Delta}$	I_1 2 arcsin $\sqrt{I_1}$	I_2 2 arcsin $\sqrt{I_2}$
			1996 г.			
Покровка	1.00	14.2 ± 5.6	2.65 ± 0.41	0.99 ± 0.26	2.14 ± 0.55	0.35 ± 0.46
НТМК	3.65	22.1 ± 9.1	3.07 ± 0.41	1.48 ± 0.54	2.44 ± 0.31	0.25 ± 0.42
Сухоложский	4.03	22.4 ± 19.0	2.81 ± 0.92	1.02 ± 0.26	1.74 ± 0.48	0.11 ± 0.23
Кр. Камень	6.46	12.4 ± 7.7	3.41 ± 0.21	0.78 ± 0.20	2.72 ± 0.40	0.50 ± 0.33
Окунево	7.09	29.8 ± 6.9	2.46 ± 0.56	0.89 ± 0.17	2.07 ± 0.15	0.14 ± 0.38
Бондино	8.38	25.7 ± 5.7	3.26 ± 0.25	1.08 ± 0.29	1.50 ± 0.23	0.27 ± 0.27
Рудник	33.00	28.5 ± 10.8	3.3 ± 0.39	1.37 ± 0.25	1.62 ± 0.51	0.85 ± 0.14
			1997 г.			
Покровка	1.00	31.0 ± 7.90	3.44 ± 0.24	0.79 ± 0.29	2.24 ± 0.54	0.19 ± 0.27
НТМК	3.65	58.7 ± 19.90	4.03 ± 0.34	0.78 ± 0.11	2.06 ± 0.25	0.14 ± 0.18
Сухоложский	4.03	10.8 ± 8.40	2.31 ± 0.53	1.09 ± 0.17	1.40 ± 0.32	0 ± 0
Кр. Камень	6.46	46.4 ± 26.1	3.59 ± 0.49	0.95 ± 0.19	2.06 ± 0.47	0.46 ± 0.14
Окунево	7.09	39.6 ± 21.8	3.73 ± 0.54	0.69 ± 0.24	2.39 ± 0.36	0.23 ± 0.28
Бондино	8.38	85.9 ± 51.4	4.29 ± 0.63	0.91 ± 0.19	2.04 ± 0.22	0.37 ± 0.22
Рудник	33.00	56.7 ± 13.6	4.01 ± 0.24	0.71 ± 0.14	2.25 ± 0.18	0.18 ± 0.18
			1998 г.			
Покровка	1.00	44.7 ± 17.3	3.71 ± 0.47	0.75 ± 0.09	2.16 ± 0.19	0.19 ± 0.19
НТМК	3.65	68.0 ± 24.4	4.15 ± 0.41	0.79 ± 0.28	2.37 ± 0.39	0.20 ± 0.20
Сухоложский	4.03	106.0 ± 42.2	4.59 ± 0.43	0.68 ± 0.09	2.28 ± 0.25	0.03 ± 0.09
Кр. Камень	6.46	27.2 ± 25.2	3.95 ± 0.55	0.91 ± 0.17	1.96 ± 0.37	0.34 ± 0.20
Окунево	7.09	59.1 ± 31.7	2.94 ± 0.92	0.86 ± 0.31	1.87 ± 0.77	0.11 ± 0.23
Бондино	8.38	65.3 ± 32.2	4.04 ± 0.58	0.92 ± 0.13	1.86 ± 0.23	0.23 ± 0.22
Рудник	33.00	34.1 ± 19.3	3.38 ± 0.58	0.73 ± 0.19	2.27 ± 0.55	0.06 ± 0.18

Примечание. S_i — суммарная токсическая нагрузка на исследуемых участках, n — плотность ценопопуляции, Δ — индекс возрастания, I_1 — индекс восстановления, I_2 — индекс старения.

щих в зонах с различным содержанием тяжелых металлов в почвах. В ходе предварительных исследований установлено, что концентрации токсикантов на исследуемых участках изменялись в следующих пределах: медь — от 12.0 до 113 мкг/г, цинк — от 19.0 до 900, свинец — от 8.0 до 194, кадмий — от 0.5 до 2.7. Градиент общего химического загрязнения почв на рассмотренных участках, выраженный через суммарную токсическую нагрузку, составлял от 1.0 до 33.0 отн. ед. (см. таблицу). Сообщества характеризовались сходным видовым составом растительности: злаково-разнотравные и разнотравно-злаковые сообщества с доминированием сорных видов — *Taraxacum officinale*, *Ranunculus repens* L., *Festuca pratensis* Huds, *Poa annua* L., *P. pratensis* L., *Matricaria maricariodes* (Less.) Porter. и бобовых (*Fabaceae*). Подробная характеристика участков дана в предыдущих публикациях (Жуйкова и др., 1997, 1999; Безель и др., 1998).

T. officinale — многолетний стержнекорневой факультативно корнеотпрысковый поликарпик с симподиальной системой вегетативных побегов (Ермакова, 1990). Вид сборный, объединяющий большое количество морфологических форм (Грант, 1984; Определитель.., 1994). В исследуемых ценопопуляциях вид представлен двумя формами: одуванчиком Дальштедта (*T. dahlstedtii* Lindb. fil.) и одуванчиком гребенчатовидным (*T. pectinatiforme* Lindb. fil.) (Определитель.., 1994). Однако определение онтогенетических состояний каждой из них раздельно сопряжено с большими трудностями, поскольку внутривидовые таксоны выделены и охарактеризованы лишь

на основании изучения взрослых (преимущественно генеративных) особей. В связи с этим изучение эколого-демографической структуры ценопопуляций осуществляли на уровне вида. Были проведены однократные учеты особей *T. officinale* s. l., без расчленения его на внутривидовые таксоны.

Возрастной состав ценопопуляции определяли по общепринятым методикам (Изучение..., 1986). На выделенных участках ассоциации регулярно случайным методом (через 5 м) закладывали по 9 учетных площадок размером 0.25 м^2. Все растения выкапывали с корнем. Во избежание пропуска слаборазвитых особей для получения точных данных о численности и возрастном спектре ценопопуляций проводили осторожный разбор дернины, выбирая все особи одуванчика.

В качестве морфологической (единица онтогенетического развития) счетной единицы выбран моноподиальный парциальный побег с прикорневой розеткой листьев или совокупность партикул, возникших вегетативным путем из семенной особи. При проведении периодизации онтогенеза одуванчика руководствовались общепринятой концепцией дискретного описания онтогенеза для высших растений Т. А. Работнова (1950), дополненной А. А. Урановым (1975).

Возрастные группы растений выделялись по совокупности качественных и количественных признаков (Смирнова и др., 1976). В частности, выделение онтогенетических (возрастных) состояний *T. officinale* основывалось на диагнозах и ключах, разработанных И. М. Ермаковой (1983, 1990). На основании полученного материала для каждой ценопопуляции были построены возрастные спектры. При анализе демографической структуры ценопопуляций определяли плотность на 0.25 м^2, вычисляли индекс возрастности Δ (Уранов, 1975), индекс восстановления — $I_в$, предложенный Л. А. Жуковой (1987) и модифицированный Н. В. Глотовым (1998), индекс старения — I_c (Глотов, 1998). Для нормирования данных использовали преобразование $x = \ln(n + 1)$ для плотности и $2 \arcsin \sqrt{p}$ (где p — частота) — для Δ, $I_в$, I_c. Анализ данных проводили с использованием метода множественных сравнений Шеффе, попарное сравнение осуществляли с помощью t-критерия Стьюдента (Гласс, Стенли, 1976).

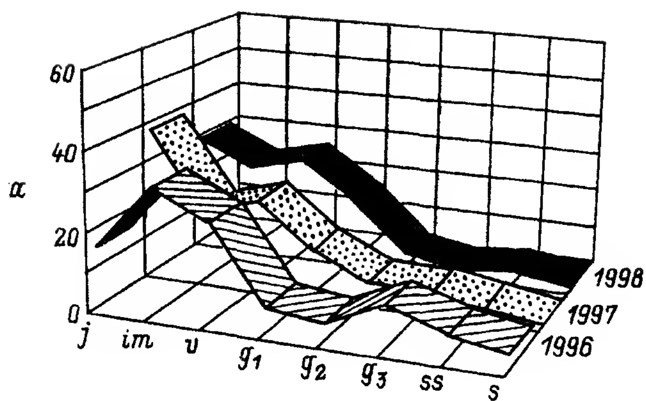
Результаты и их обсуждение

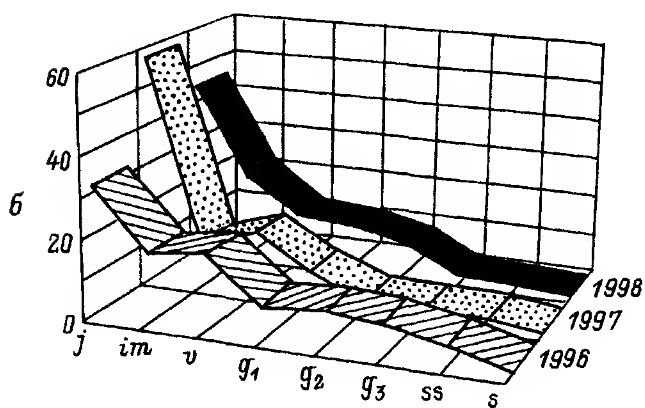
Характер возрастного спектра в устойчивых сообществах коренного типа можно рассматривать как важный популяционный признак (Заугольнова, 1977). Поскольку тип возрастного спектра связан с биологическими свойствами вида, изменение его представляет форму реакции ценопопуляции на внешнее воздействие, в том числе и на содержание тяжелых металлов в почве.

Ценопопуляции исследованного вида на всех участках отнесены к нормальным (Работнов, 1950), с полночленным возрастным спектром (Уранов, 1975). Фоновая ценопопуляция (с. Покровское) в 1996—1998 гг. характеризуется как молодая нормальная, способная к самоподдержанию семенным путем. В 1996 г. возрастной спектр двувершинный с максимумом на имматурных и локальным максимумом на старых генеративных особях. Возрастные спектры последующих лет (1997—1998 гг.) изменяются незначительно, ценопопуляция остается молодой нормальной (рис. 1, *а*). Во все годы в этой ценопопуляции подрост преобладает над старыми особями. На долю прегенеративной фракции приходится от 71.4 до 78.9 %.

Ценопопуляции буферной зоны (суммарная токсическая нагрузка от 3.65 до 8.38 отн. ед.) во все исследуемые годы характеризуются как молодые нормальные (рис. 1, *б*). Подрост преобладает над репродуктивной и состарившейся частью, среди генеративных преобладают молодые генеративные особи. Таким образом, ценопопуляции фоновой и буферной зон в течение 3 сезонов исследования находились в относительно стабильном состоянии.

Импактная ценопопуляция (суммарная токсическая нагрузка — 33.0 отн. ед.) в 1996 г., по классификации Л. А. Жуковой и И. М. Ермаковой (1967), характеризуется





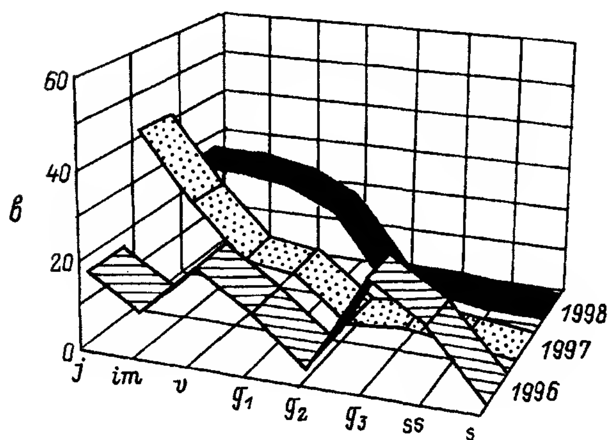


Рис. 1. Возрастные спектры фоновой (*а*), буферной (*б*) и импактной (*в*) ценопопуляций *Taraxacum officinale*.

По оси ординат — доля участия, %; по оси абсцисс — возрастные состояния (см. текст).

как старая нормальная (рис. 1, *в*). Возрастной спектр этого года двувершинный, максимум на группе старых генеративных особей и локальный максимум на виргинильной фракции. В 1996 г. доля прегенеративных онтогенетических групп (45.5 %) практически равна доле генеративных особей (38.2 %). В выборке этого года заметно представлены также постгенеративные группы (16.3 %), что и обусловливает правостороннюю симметрию. Преобладание старых растений (особей генеративного и постгенеративного возрастных периодов) над подростом может быть обусловлено некоторым усилением семенного возобновления и быстрым переходом молодых особей в старое состояние (минуя средневозрастное) под влиянием техногенной нагрузки. Ценопопуляция может считаться переходной от старой нормальной в 1996 г. к молодой нормальной в 1997 г. с максимумом на группе ювенильных особей. Возрастной спектр следующего года (1998) оказался практически идентичным таковому на фоновом участке (левосторонняя асимметрия, преимущественное представительство прегенеративных групп). В этом году вклад ювенилов снижается при возрастании доли имматурных, виргинильных и молодых генеративных особей. Доля состарившихся растений в 1997—1998 гг. минимальна (2.1 и 2.2 % соответственно). Таким образом, импактная ценопопуляция характеризуется динамичной сменой ее возрастного состава в течение 3 сезонов в отличие от фоновой. Амплитуда изменчивости возрастных спектров в фоновой ценопопуляции значительно меньше, чем в импактной.

Одной из ответных реакций на внешнее воздействие может быть изменение численности или плотности ценопопуляций. Показано, что плотность особей на исследуемых участках варьирует в широких пределах в пространстве и во времени. Однако изменение последней в разные годы на отдельных участках не достоверны (см. таблицу), что может быть обусловлено большой пространственной вариабельностью показателя внутри ценопопуляции. В разные годы наблюдается тенденция к увеличению или уменьшению плотности на отдельных участках.

На минимально загрязненных участках (Покровка, НТМК, Сухоложский, Красный Камень) численность особей резко увеличивается в период с 1996 по 1998 г., но тип возрастного спектра практически не изменяется. Это обстоятельство можно объяснить тем, что, с одной стороны, происходит активизация генеративной функции и усиление семенного возобновления, с другой — удлинение периода старения и возрастания количества старых особей. Уменьшение численности на отдельных участках фоновой и буферной зон без изменения типа возрастного спектра связано с уменьшением интенсивности возобновления. Таким образом, несмотря на значительные колебания численности особей, соотношение возрастных групп на этих участках варьирует незначительно, и, как следствие, наблюдается сохранение постоянства возрастных спектров.

Колебания численности с изменением типа возрастного спектра показаны для ценопопуляций максимально загрязненных участков (Рудник, Бондино). Это может быть обусловлено тем, что растения не проходят до конца онтогенез. На импактном участке наблюдается усиленное отмирание преимущественно старых особей, приводящее к омоложению ценопопуляции. Омоложение ценопопуляции также может объясняться и другим процессом — быстрым старением особей под влиянием техногенного загрязнения, что ведет к изменению возрастного спектра в сторону старения (Заугольнова, 1977).

Нередко колебания численности на исследуемых участках носят компенсационный характер, т. е. снижение численности одной возрастной группы сочетается с увеличением численности другой. По нашим наблюдениям изменение плотности в исследуемых ценопопуляциях связано с резкими колебаниями численности подроста и молодых генеративных растений. Доля средневозрастных и старых генеративных растений варьирует незначительно и поддерживается на достаточно высоком уровне. Таким образом, все исследуемые ценопопуляции способны к эффективному самоподдержанию численности; токсическая нагрузка на участках приводит к тому, что в структуре популяции одуванчика лекарственного существенную роль начинают играть молодые возрастные группы, тем самым усиливая позицию вида в ценозе.

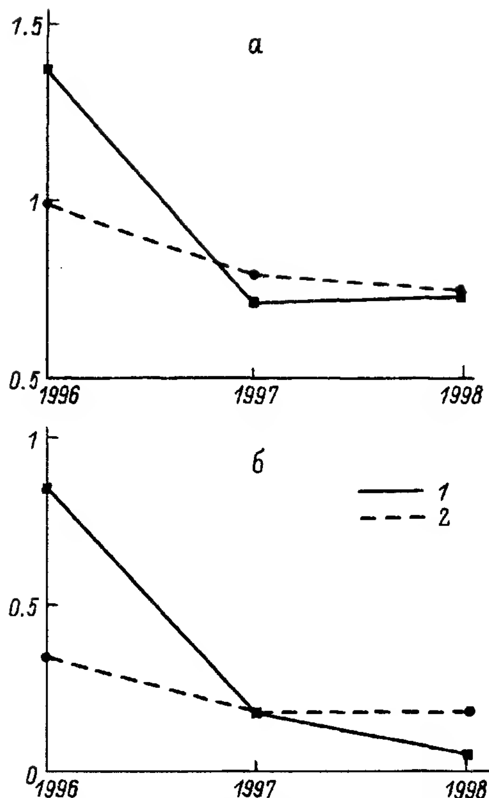


Рис. 2. Характеристика демографических индексов фоновой (*1*) и импактной (*2*) ценопопуляций *Taraxacum officinale*.

По оси ординат: *а* — индекс возрастности, отн. ед.; *б* — индекс старения, %; по оси абсцисс — годы.

Отмеченное влияние химического загрязнения почв на характер возрастной динамики ценопопуляции *T. officinale* находит отражение в изменении демографических индексов. В качестве интегральной характеристики возрастной структуры ценопопуляций был использован индекс возрастности Δ:

$$\Delta = \Sigma k_i \cdot m_i / M,$$

где M — численность всей популяции, m_i и k_i — численность и коэффициент возрастности конкретной возрастной группы.

Индекс показывает возрастной уровень популяции в определенный момент времени, выраженный через средневзвешенную возрастность каждой особи, причем, чем старше особь, тем выше ее возрастность, а следовательно, чем больше в ценопопуляции старых растений, тем выше индекс возрастности последней. Индекс в абсолютных значениях может изменяться от 0 до 1. Показано, что в период с 1996 по 1998 г. возрастность фоновой ценопопуляции существенно не изменяется, хотя отмечена тенденция к уменьшению индекса возрастности. Различия в возрастности ценопопуляций буферной зоны по годам не достоверны. Обращает на себя внимание факт значительного уменьшения индекса в течение 3 сезонов на импактном и одном из участков (НТМК) буферной зоны (рис. 2). Высокий Δ в 1996 г. может быть обусловлен преобладанием в ценопопуляциях особей, находящихся в состоянии g_3 и *ss*. Достоверное снижение ($P < 0.01$) индекса в последующие 2 года обусловлено возрастанием численности подроста и, как следствие, сменой старой ценопопуляции молодой нормальной. Анализ индекса возрастности в градиенте токсической нагруз-

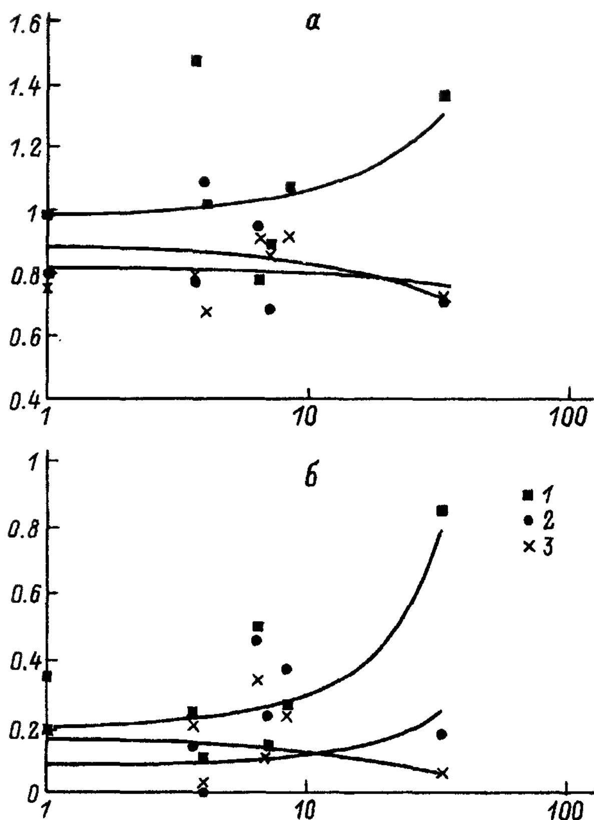


Рис. 3. Характеристика индексов возрастности (*а*) и старения (*б*) ценопопуляций *Taraxacum officinale* s. l. в градиенте токсической нагрузки.

По оси ординат: *а* — отн. ед., *б* — %; по оси абсцисс — токсическая нагрузка, отн. ед. *1* — 1996 г., *2* — 1997 г., *3* — 1998 г.

ки, проведенный методом множественных сравнений Шеффе, показал, что достоверное по сравнению с остальными участками увеличение индекса отмечено на участках Рудник и НТМК, в выборках 1996 г. ($P < 0.05$) (рис. 3).

Обсуждаемый индекс Δ отражает некоторое среднее состояние растительной ценопопуляции. Между тем возрастной спектр представляет лишь некоторый однократный момент постоянного динамического процесса, последующий ход которого определяется долей в составе ценопопуляции особей различных онтогенетических состояний. Такими важнейшими популяционными параметрами являются индекс восстановления ($I_в$), и индекс старения ($I_с$):

$$I_в = (M_j + M_{im} + M_v)/(M_j + M_{im} + M_v + M_s) \cdot 100\ \%;$$

$$I_с = (M_{ss} + M_s)/(M_j + M_{im} + M_v + M_g + M_{ss} + M_s) \cdot 100\ \%,$$

где M — численность каждой возрастной группы; $I_в$ отражает долю подроста, которая может возместить прегенеративную и генеративную фракции; $I_с$ — является ортогональным по отношению к первому и отражает долю участия состарившейся фракции в общей выборке.

Показано, что $I_в$ фоновой и буферных ценопопуляций в период 1996—1998 гг. остается постоянным (см. таблицу), что обусловлено достаточно стабильным соотношением доли прегенеративных и генеративных особей на этих участках. Индекс восстановления импактной ценопопуляции в 1997—1998 гг. возрастает по сравнению

с 1996 г., что является следствием увеличения доли прегенеративной фракции (45.5, 68.1, 76.3 % в соответствующие годы), доля взрослых особей уменьшается. Метод множественных сравнений Шеффе показал, что на максимально загрязненных участках (Бондино, Рудник) в 1996 г. $I_в$ достоверно ниже по сравнению с остальными участками ($P < 0.01$). В последующие годы разницы в индексе восстановления исследуемых ценопопуляций не выявлено.

При характеристике участия состарившихся растений в структуре фоновой и буферных ценопопуляций наблюдается незначительное изменение индекса старения, так как соотношение особей, относящихся к разным возрастным периодам, постоянно. Исключение составляет одна из ценопопуляций буферной зоны (пос. Сухоложский), у которой в 1997 г. не были обнаружены особи постгенеративного возрастного периода. У импактной ценопопуляции $I_с$ достоверно выше в 1996 г. ($P < 0.05$), чем в последующие годы (рис. 2). Изменение индекса старения на исследуемом участке обусловлено снижением доли старых особей и увеличением молодой фракции в период с 1996 по 1998 г. Методом множественных сравнений показано, что индекс старения на максимально загрязненном участке в 1996 г. выше, чем на остальных ($P < 0.01$) (рис. 3). В последующие годы различия в индексе старения между исследуемыми ценопопуляциями статистически не достоверны. Таким образом, на участках фоновой и буферной зон отмечены незначительные варьирования всех исследованных индексов. Ценопопуляции наиболее загрязненных участков в 1996 г. отличались достоверно высоким по сравнению с остальными участками индексом возрастности и старения, низким индексом восстановления.

Заключение

Проведенный в течение 3 лет анализ возрастной структуры ценопопуляций *T. officinale*, произрастающих в градиенте загрязнения почв тяжелыми металлами, показал, что почти во всех изученных вариантах и в течение всего периода наблюдений имели место полночленные молодые или зрелые ценопопуляции, обеспечивающие устойчивое воспроизводство растений независимо от уровня химического загрязнения. Этим обеспечивается постоянная, практически равная численность растений на всех участках.

Исследования показали, что ценопопуляции *T. officinale*, произрастающие в условиях минимального загрязнения почв тяжелыми металлами, могут оставаться неизменными в течение длительного периода времени и составлять устойчивую основу фитоценоза. При сложившихся условиях существования эти ценопопуляции, вероятно, достигли уравновешенного, стабильного состояния и являются дефинитивными. Ценопопуляции максимально загрязненных участков являются сукцессивными, с относительно быстро меняющимся возрастным спектром. При идентичных геоботанических и климатических условиях, сходном видовом составе и проективном покрытии различие исследуемых участков может быть сведено лишь к влиянию повышенного содержания тяжелых металлов в почвах. Стабильность фоновой и буферных ценопопуляций и быстрые динамические процессы в импактной, возможно, обусловлены последним фактором. Влияние химического стресса на наиболее загрязненных участках проявляется главным образом в резком колебании численности растений прегенеративной фракции. Доля генеративной группы достаточно постоянна и высока, что обусловливает благополучие ценопопуляции в условиях токсического воздействия.

Благодарности

Авторы глубоко признательны Л. А. Жуковой, Н. В. Глотову, О. П. Ведерниковой и коллективу кафедры ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета за методические рекомендации и обсуждение насто-

ящей работы. Благодарим сотрудников кафедры ботаники и студентов химико-биологического факультета Нижне-Тагильского государственного педагогического института за оказанную помощь в сборе фактического материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-05-64587).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безель В. С., Жуйкова Т. В., Позолотина В. Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376—382.

Гласс Дж., Стенли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии // М., 1976. 495 с.

Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. С. 146—149.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Ермакова И. М. Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983. С. 66—70.

Ермакова И. М. Одуванчик лекарственный. Номенклатура и систематическое положение // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова, Т. А. Работнова. М., 1990. Т. 8. С. 210—269.

Жуйкова Т. В. Ценопопуляции *Taraxacum officinale* в условиях техногенного загрязнения почв тяжелыми металлами: уровни накопления // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Екатеринбург, 1997. С. 73—79.

Жуйкова Т. В., Позолотина В. Н., Безель В. С. Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами (на примере *Taraxacum officinale* s. l.) // Экология. 1999. № 3. С. 1—8.

Жукова Л. А., Ермакова И. М. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* P. B.) на пойменных и материковых лугах Московской области // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 114—131.

Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9—19.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Заугольнова Л. Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 12. С. 1762—1779.

Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М., 1986. 74 с.

Кожевникова Н. Д., Трулевич Н. В. Сухие степи Внутреннего Тянь-Шаня. Фрунзе, 1971. 211 с.

Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. 1964. № 3. С. 63—131.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. 525 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл травянистых многолетних растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 3. Геоботаника. № 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. № 1. С. 141—149.

Рысин Л. П., Казанцева Т. Н. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 2. С. 199—209.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14—44.

Трулевич Н. В. Сравнительная характеристика изменений растительного покрова и динамика популяций сухостепных пастбищ Иссык-Кульской и Нарынской котловины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67. № 4. С. 48—61.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав цветковых растений. М., 1967. С. 3—8.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

SUMMARY

Ecologo-demographic structure of *Taraxacum officinale* s. l. coenopopulations growing on soils polluted by heavy metals is studied. Coenopopulations from the low-polluted plots are definitive, those from heavily polluted plots are successive. The effect of chemical pressure in the most polluted plots is expressed in the abrupt fluctuations of the number of plants at the pregenerative stage.

УДК 581.55(4778) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© В. И. Мельник,[1] Р. И. Савчук,[2] В. Н. Баточенко[3]

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОСТРОЖСКОЙ ДОЛИНЫ (УКРАИНА)

V. I. MELNIK, R. I. SAVCHUK, V. N. BATOCHENKO. PLANT COVER OF OSTROZHSK VALLEY (UKRAINE)

[1] Центральный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
Киев
E-mail: melnik@botanicalgarden.kiev.ua
[2] Ровенский гуманитарный университет
[3] Радивиловская районная экологическая инспекция
Поступила 09.11.1999

Приведена геоботаническая характеристика растительного покрова Острожской долины (Ровенская область, Украина). Ее лесная растительность отражает весь спектр лесных фитоценозов равнинной части Украины, включая редкие сообщества еловых и скально-дубовых лесов. Евтрофные болота являются восточным форпостом среднеевропейских карбонатных болот. Флора отличается значительным разнообразием, 35 видов внесены в Красную книгу Украины. Рассмотрены пути улучшения охраны растительного покрова.

Ключевые слова: ландшафтный экотон, Острожская долина, растительный покров, флора, редкие виды.

Цель исследований — изучение разнообразия растительного покрова уникального ландшафтного экотона Восточно-Европейской равнины — Острожской проходной долины, расположенной на юге Ровенской обл. Украины. Полевые исследования проводились в 1995—1999 гг.

Острожская проходная долина в виде узкого перешейка соединяет анклав Малого Полесья с основной территорией Полесской низменности и разделяет между собой Волынскую и Подольскую возвышенности, расстояние между которыми здесь составляет 2—8 км. Северная граница долины проходит примерно по линии населенных пунктов Долгое Поле—Сосновка (Дубновский р-н)—Новая Мощаница—Будераж—Буща (Здолбуновский р-н)—Новомалин—Межирич (Острожский р-н). Южная граница примерно совпадает с административной границей между Ровенской и Тернопольской областями. Площадь составляет примерно 20 тыс. га. Острожская проходная долина образовалась вследствие стока талых ледниковых вод из котловины малого Полесья на восток. Дно долины покрыто зандровыми песчаными отложениями, мощность которых составляет 5—20 м. Под ними залегают верхнемеловые мергели, которые являются водоупорной породой, поэтому долина отличается значительной заболоченностью. Преобладают евтрофные болота, развитие которых исторически связано с потоками талых ледниковых вод. На дне долины распространены эоловые формы рельефа — песчаные дюны и валы, которые достигают 5—7 м высоты. Склоны долины высокоприподнятые, сильноэрозированные. Эрозированные останцы Кременецких гор на северном пределе Подольской возвышенности представляют собой приподнятые над дном долины, в среднем на 50—95 м, четко очерченные куполообразные поднятия, высота отдельных останцов достигает 300—380 м. Геологическую основу останцовых гор составляют меловые отложения верхнемелового периода. Вершины останцов перекрыты неогеновыми оолитовыми известняками, мощность которых составляет 5—7 м. Крутым и эрозионно-расчлененным является также северный склон долины, который соответствует южному уступу Волынской возвышенности в пределах Мизочского кряжа. Он приподнят на 120—150 м над дном долины. Геологическую основу составляют меловые отложения туронского яруса верхнемелового периода. Вершины останцов местами перекрыты неогеновыми известняками и лессами четвертичного периода. В целом Острожская долина больше напоминает горную, чем равнинную, долину.

Благодаря своему географическому положению и своеобразной истории формирования ландшафтов Острожская проходная долина оказалась на пересечении гео-

графических границ. Согласно физико-географическому районированию Украины (Маринич, Шищенко, 1993), эта территория входит в состав подобласти Волыно-Подольской эрозионной равнины. Острожская долина — это экотон, в котором узкая полоска полесских ландшафтов дна долины окружена лесными ландшафтами склонов, которые характерны для лесостепной зоны Украины в пределах Волыни и Подолии. В меридиональном направлении она расположена на стыке между Восточноевропейской и Центральноевропейской флористическими провинциями Голарктики (Тахтаджян, 1978). Таким образом, Острожская долина занимает экотонное положение одновременно в широтном и меридиональном направлениях.

За исключением фрагментарных сведений о лесах и болотах, а также флористических находках (Барбарич, 1966; Андрієнко, Антонова, 1986; Савчук, 1986; Дідух и др., 1993; Мельник, 1993), в литературе отсутствует характеристика растительного покрова Острожской долины.

Дифференциация экологических условий на относительно небольшой территории обусловливает разнообразие растительного покрова Острожской долины. Около 90 % ее территории покрыто лесами, которые представляют почти весь спектр существующих в равнинной части Украины лесных сообществ: грабово-дубовые, дубово-грабовые, грабово-дубово-сосновые, дубово-сосновые, черноольховые леса и редкие сообщества скально-дубовых и еловых лесов.

Коренной лесной формацией склонов долины является Carpineto—Quercetum. Она приурочена к серым лесным почвам. Леса этой формации сохранились в урочище Туровая Могила в Мостивском лесничестве. 1-й ярус образован *Quercus robur* L. 100-летнего возраста (диам. 40—50 см, выс. 28—30 м), 2-й — *Carpinus betulus* L. 60-летнего возраста (диам. 40—50 см, выс. 28—30 м). В состав древостоя входят также *Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Betula pendula* Roth, *Cerasus avium* (L.) Moench, *Fraxinus excelsior* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall. Особый интерес представляет произрастание в этих лесах буков. В урочище Туровая могила выявлено 10 экз. 100-летних деревьев *Fagus sylvatica* (диам. 60 см, выс. 30 м). Подлесок образован *Corylus avellana*. Встречается в куртинах *Hedera helix* L. В травяном покрове доминируют *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Asperula odorata* L., *Carex pilosa* Scop., *Galeobdolon luteum* Huds., *Stellaria holostea* L., встречаются *Carex digitata* L., *Lathyrus laevigatus* L., *Lilium martagon* L., орхидеи — *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (F.) Fritsch., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *P. chlorantha* (Cust.) Reichenb. В ранневесенней синузии доминируют *Anemone nemorosa* L., *Hepatica nobilis* Mill., реже встречаются *Allium ursinum* L., *Galanthus nivalis* L., *Isopyrum thalictroides* L.

Значительно большие площади занимают антропогенно-производные грабово-дубовых лесов дубово-грабовые сообщества (Querceto—Carpinetum). По своему флористическому составу они сходны с коренными грабово-дубовыми лесами. Кроме отмеченных выше редких видов, здесь выявлены: эндемик Восточно-Европейской равнины *Aconitum lasiostomum* Reichenb., центрально-европейские виды на восточном пределе ареала — *Astrantia major* L., *Cimicifuga europaea* Schipcz., *Geranium phaeum* L., *Phyteuma orbiculare* L., *P. spicatum* L., *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée, *Scopolia carniolica* Jacq. и голарктический вид *Polypodium vulgare* L.

К куполообразным вершинам останцов Кременецких гор приурочены сообщества скальнодубовых лесов. Эти сообщества являются редкими для Восточно-Европейской равнины. В равнинной части Украины они расположены преимущественно на Подолии, западнее линии населенных пунктов Кременец—Тернополь—Дунаевцы—Новая Ушица—Шаргород—Ваппярка—Бершадь—Гайворон—Саврань. На Полесье, кроме малополесской популяции, известно 2 местонахождения *Quercus petraea*: на Овручско-Словечанском кряже в Житомирской обл. и в Дубечновском лесничестве на Волыни (Мельник, 1989). Скальнодубовые леса Острожской проходной долины являются одновременно наиболее северным на Подолии и самым южным на Полесье местонахождением скального дуба. В целом скальнодубовые леса равнинной части

Украины представляют собой экстразональные сообщества. В Острожской долине они приурочены к оолитовым известнякам. Очевидно, мощная корневая система *Quercus petraea* позволяет ему быть более конкурентоспособным по сравнению с *Q. robur* на таких субстратах. По наблюдениям Г. К. Смыка (Смык, Тимофеев, 1985), желуди скального дуба в отличие от дуба черешчатого произрастают с осени. Весной следующего года уже формируется мощный стержневой корень.

Площадь скальнодубовых лесов Острожской долины составляет около 1 тыс. га (Савчук, 1986). Они произрастают на дерново-слабооподзоленных почвах. Представляют собой 100—150-летние монодоминантные древостои из *Quercus petraea* либо гибрида *Q. petraea* × *Q. robur* (участие гибридных форм достигает 50 %). В состав древостоя входят также *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Pinus sylvestris* L., *Tilia cordata* (средний диам. 30—40 см, средняя выс. — 26 м). Подлесок разреженный, состоит из *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Euonymus verrucosa* Scop., *Sorbus aucuparia* L. Из-за высокой сомкнутости крон (0.8—0.9) травяной покров слабо развитый, но флористически довольно богатый. В его составе — *Melittis melissophyllum* L. (5—10 %), *Anthericum ramosum* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Aquilegia vulgaris* L., *Campanula glomerata* L., *Carex digitata* L., *Galium verum* L., *Festuca ovina* L., *Fragaria vesca* L., *Euphorbia seguieriana* Neck., *Hieracium pillosella* L., *Laserpitium latifolium* L., *Melica nutans* L., *Primula veris* L., *Ranunculus acris* L., *Scorzonera humilis* L., *Sedum maximum* L., *Silene nutans* L., *Veronica chamaedrys* L., *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. и др. Из редких видов растений здесь отмечены орхидеи *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis*, *Platanthera bifolia*; центрально-европейские виды на восточных пределах ареалов — *Geranium phaeum*, *Phyteuma orbiculare*, *P. spicatum*, а также *Lunaria rediviva*, популяция которой здесь занимает площадь около 0.5 га.

У подножья склонов Кременецких гор и Мизочского кряжа на серых лесных почвах сформировались грабово-сосновые (Carpineto—Pinetum) и грабово-дубово-сосновые сообщества (Carpineto—Querceto—Pinetum). 1-й ярус образован 70—100-летними деревьями *Pinus sylvestris* (диам. 40—50 см, выс. 25—30 м), 2-й ярус в грабово-дубовых сообществах образован *Quercus robur* того же возраста (диам. 30—40 см, выс. 20 м), 3-й — *Carpinus betulus* 40—60-летнего возраста (диам. 20—30 см, выс. 18 м). В грабово-сосновых лесах 2-й ярус образован грабом, 3-й ярус отсутствует. В состав древостоя входят также *Acer platanoides*, *A. plseudoplatanus*, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*. В подлеске произрастают *Frangula alnus* и *Sambucus racemosa* L. В травянисто-кустарничковом ярусе доминируют *Oxalis acetosella* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Vaccinium myrtillus* L., произрастают *Betonica officinalis* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wolosczc.) Klaskova, *Genista tinctoria* L., *Lembotropis nigricans* (L.) Griseb., *Lusula pilosa* (L.) Willd., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L. и др. Из редких видов, внесенных в Красную книгу Украины, здесь выявлены *Daphne cneorum* L., *Lycopodium annotinum* L., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Lilium martagon*, *Epipactis helleborine*.

К сухим и бедным песчаным почвам дна долины приурочены сосновые леса (Pinetum sylvestris), представленные ассоциациями Pinetum hylocomiosum, P. calluno—hylocomiosum, P. cladinosum и P. cladinosum—hylocomiosum. Древесный ярус монодоминантен, разреженный. Сомкнутость крон составляет 0.5—0.6. Сосна в таких условиях отличается медленным ростом и в 80-летнем возрасте достигает высоты 10—15 м при диаметре стволов 5—10 см. В подлеске изредка встречаются *Sambucus racemosa* и *Sorbus aucuparia*. Травяно-кустарничковый ярус разреженный, образован *Calluna vulgaris* (L.) Hull (30—50 %), *Dryopteris filix-mas*, *Hieracium pilosella* L., *H. umbellatum* L., *Helichrisum arenarium* (L.) Moench., *Lycopodium clavatum* L., *Thymus serpyllum* L. и др. Здесь выявлены такие редкие виды, как *Diphasiastrum zeileri* (Rouy) Holub, *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Hieracium aurantiacum* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill. Моховой покров образован *Pleurozium schreberi* (Brid.) Witt. и *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Aongstr., лишайниковый — *Cladonia rangiferina*.

К дерново-подзолистым почвам в понижениях между дюнами приурочены сосновые леса, черничные (Pinetum—myrtillosum). Древостой образован сосной I—II бонитета 80—100-летнего возраста (диам. 30—35 см, выс. 20—25 м). Слабо выраженный подрост состоит из отдельных особей *Frangula alnus*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinum myritillus* (70—80 %), встречаются *Ledum palustre* L., *Luzula pilosa*, *Melica nutans*, *Molinia caerulea* (L.) Moench., *Vaccinium uliginosum* и др. Из редких видов здесь выявлены *Huperzia selago* и *Lycopodium annotinum*.

К долинам некоторых лесных ручьев Острожской долины приурочены ельники. Островные ельники Полесья представляют собой первично-редкие экстразональные темнохвойные сообщества, приуроченные к экотопам со специфическими условиями увлажнения. Их островная локализация в Полесье связана с несоответствием преобладающих в регионе эдафотопов (слабовлагоемкие песчаные отложения и переувлажненные торфяники) и климатических условий (нерегулярное атмосферное увлажнение), экологическим потребностям еловых всходов, для функционирования которых необходимо регулярное увлажнение поверхности почвы в пределах 30—80 % от полной влагоемкости. Только в условиях экотона между лесными и болотными экосистемами (в долинах лесных ручьев, которые соединяют между собой болота или озера в единую гидрологическую систему) при наличии на глубине 1—1.5 м водоупорных пород (моренный суглинок, мергель) увлажненность поверхности почвы постоянно, вне зависимости от погодных условий, удерживается в пределах толерантности еловых всходов. Только в таких условиях возможны непрерывные изменения поколений в популяциях ели и соответственно само существование полесских ельников. В Украинском Полесье *Picea abies* автохтонно произрастает на площади около 2 тыс. га (0.05 % леса покрытой площади региона) в виде островов площадью от 0.5 до 330 га (Мельник, 1993).

В Острожской долине выявлено 20 островных ельников. Их общая площадь составляет около 50 га. Самый большой по площади ельник расположен в Мизочском лесничестве вблизи с. Малая Мощаница (площадью 20 га). Ельники приурочены к торфянистым дерново-подзолистым оглеенным супесчаным почвам. 100—250-летние древостои монодоминантные с небольшим участием *Alnus glutinosa*, *Pinus sylvestris* (диам. 35 см, выс. 28 м), встречаются отдельные ели высотой 40 м, диаметром ствола 1 м. Слаборазвитый подлесок состоит из *Frangula alnus*, *Sambucus nigra* L., *S. racemosa*. Местами встречаются многочисленные популяции *Daphne mezereum* L., в травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Oxalis acetosella* (80 %) или *Vaccinium myrtillus* (80 %). Из редких видов, ценотически связанных с темнохвойными лесами, в ельниках Острожской долины произрастают *Circaea alpina* L., *Huperzia selago*, *Lycopodium annotinum*. В еловом лесу в Любомирском лесничестве выявлена популяция *Lunaria rediviva*, которая в виде ленты размером 20 × 50 м расположена вдоль небольшой речки Черная.

На более увлажненных участках берегов ручьев и в поймах рек на торфянисто-глеевых почвах распространены черноольховые леса Alnetum—dryopterioso—caricosum. Древостой состоит из *Alnus glutinosa* 70—80-летнего возраста (диам. 30—40 см, выс. 25—28 м) с участием единичных особей *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*. Редкий подлесок состоит из *Frangula alnus*, *Padus avium* Mill., *Sambucus nigra* L., *S. racemosa*, *Viburnum opulus* L. Травяно-кустарничковый ярус довольно разнообразен. В нем преобладают папоротники *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar., *D. cristata* (L.) A. Gray, *D. filix-mas* (L.) Schott. и осоки *Carex appropinquata* Schum., *C. inflata* Huds., *C. riparia* Curt., *C. vesicaria* L. На кочках произрастают *Ledum palustre* L., *Oxalis acetosella*, *Oxycoccus palustris* Pers., *Trientalis europaea*, *Vaccinium uliginosum*. Между кочками в воде произрастают *Calla palustris* L., *Comarum palustre*, *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmberg., *G. fluitans* (L.) R. Br., на сырых, но не залитых местах, между кочек произрастают *Eupatoria cannabinum* L., *Lysimachia nummularia* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Veratrum album* L., *Equisetum hyemale* L. Из редких видов здесь отмечены *Aconitum lasiostomum*, *Astrantia major*, *Cypripedium calceolus* L., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *D. incarnata* (L.) Soó, *D. maculata* (L.) Soó,

D. majalis (Reichenb.) P. F. Hunt et Summ., *Equisetum telmateia* Ehrh., *Iris sibirica* L., *Ligularia bucovinensis*, *Listera ovata*, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Trollius europaeus* L. Особый интерес представляют произрастания эндемика флоры Полесья *Aconitum odontandrum* Wissjul., который на площади 100 га доминирует в растительном покрове. На более богатых почвах распространены ольховые леса со значительным участием *Fraxinus excelsior*. Флористически они близки к описанным выше чистым ольховым лесам.

Своеобразием и значительным флористическим разнообразием отличается болотная растительность Острожской долины. Евтрофные карбонатные болота долины приурочены к поймам рек. А. И. Барбарич (1966) приводит описания болота вблизи с. Велика Мощаница. Низкорослый разреженный древесный ярус (до 8 м выс.) образован *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris* и *Salix triandra* L. Кустарниковый ярус (60—65 %) образован *Salix cinerea* L. и *Betula humilis* Schrank. В травяном покрове доминируют *Carex appropinquata* Schum., в моховом ярусе — *Sphagnum magellanicum* Brid. и *S. recucurvum* P. B.

Данное местонахождение *Betula humilis* долгое время считалось единственным на Малом Полесье. В 1994 г. нами было выявлено новое местонахождение вида в урочище Сидлоча на землях сельского хозяйства Майданское вблизи с. Майдан, его площадь 1.5 га, находится на осушенном болоте. В первом разреженном ярусе доминируют *Betula pubescens*, произрастают *Frangula alnus*, *Salix pentandra*, *Viburnum opulus*, кустарниковый ярус образован *Betula humilis* и *Salix rosmarinifolia* L. В травяном покрове выявлены *Geum rivale* L., *Lysimachia nummularia* L., *Scutellaria altissima* L. Осушение болота не повлияло на состояние популяции *Betula humilis*, однако оно отрицательно влияет на состояние других болотных видов. Мелиорация привела к фрагментации в прошлом обширных болотных массивов Острожской долины.

Не затронутым мелиоративными работами оказался один из наиболее обширных и флористически богатых болотных массивов Острожской долины — Бущанское болото (386 га), находящееся в пойме р. Свитеньки вблизи с. Батьковцы. Это осоково-гипновое болото. Основа травостоя образована осоками *Carex acutiformis* Ehrh., *C. dioica* L., *C. flava* L., *C. lasiocarpa* Ehrh., *C. rostrata* Stokes с участием видов разнотравья *Glyceria fluitans*, *Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch., *Eriophorum latifolium* Hoppe, *Oxycoccus palustris* Pers., *Parnassia palustris* L., *Thelipteris palustris* и др. Среди ценозов осоково-гипновых болот здесь сохранились редкие сообщества Cariceta davallianae и Schoeneto (ferruginei)—Hypneta, в составе которых Т. Л. Андриенко и Г. Н. Антоновой (1986) выявлены редкие центрально-европейские виды (*Carex paniculata*, *Ligularia bucovinensis*, *Pinguicula vulgaris* L., *Swertia perennis*, *Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath), голарктические и бореальные виды (*Drosera anglica* L., *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Salix myrtilloides* L., *Saxifraga hirculus* L.), а также выявленный нами бореальный вид *Pedicularis sceptrum-carolinum* L.

Бущанское болото является одним из наиболее восточных форпостов среднеевропейских карбонатных осоково-гипновых болот, которые приурочены к речным долинам на равнинах в предгорьях Альп и представляют собой остатки в прошлом обширных болотных систем. Характерными видами высших растений являются *Pinguicula vulgaris*, *Carex flava*, *C. davalliana*, *Eriophorum latifolium*, *Epipactis palustris*, *Shoenus ferrugineus*, *Swertia perennis*, *Tofieldia calyculata*, *Polemonium caeruleum*, *Salix pentandra*, *Betula humilis* (Фукорек и др., 1982). В связи с интенсивным планомерным освоением большинство карбонатных болот Средней Европы преобразовано в лугово-пастбищные угодья. Популяции характерных для этих болот видов *Schoenus ferrugineus* и *Swertia perennis* пребывают в регрессивном состоянии и требуют охраны во всей Европе (Aymonin, 1981). В удовлетворительном состоянии сохранилось лишь небольшое количество карбонатных болот Европы. Некоторые из них являются ценными заповедными объектами. К таким объектам, безусловно, относится долина р. Свитеньки в Острожской долине.

Луга в Острожской долине занимают небольшие площади и встречаются в виде небольших фрагментов в поймах рек. В составе луговой растительности преобладают *Anthoxanthum odoratum* L., *Briza media* L., *Festuca pratensis* Huds. Из редких видов выявлены *Aruncus dioicus*, *Gladiolus imbricatus* L., *Iris sibirica* L., *Trollius europaeus* L.

Приведенные фитоценотические описания свидетельствуют не только о значительном разнообразии растительного покрова Острожской долины, но и об уникальном сочетании растительных сообществ. Благодаря экотонному положению долины в ней рядом расположены редкие для равнинных лесов Украины сообщества скальнодубовых и еловых лесов. Аналогов этому в равнинной части Украины нет.

Ряд лесных (*Acer pseudoplatanus*, *Cerasus avium*, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Hedera helix*, *Aruncus vulgaris*, *Astrantia major*, *Cimicifuga europaea*, *Geranium phaeum*, *Hieracium aurantiacum*, *Lembotropis nigricans*, *Melittis melissophilium*, *Phyteuma orbiculare*, *P. spicatum*, *Scopolia carniolica*, *Polystichum braunii*) и болотных видов (*Carex davalliana*, *Ligularia bucovinensis*, *Pinguicula vulgaris*, *Schoenus ferrugineus*, *Swertia perennis*, *Valeriana simplicifolia*) пребывают в Острожской долине на восточных либо на северо-восточных пределах ареалов. Ряд других видов — бореальных и голарктических, пребывают здесь на южных пределах ареалов. Среди лесных видов это *Picea abies*, *Circaea alpina*, *Diphasiastrum zeileri*, *Eremogone saxatilis*, *Goodyera repens*, *Huperzia selago*, *Lycopodium annotinum*, *Matteuccia struthiopteris*, среди болотных видов — *Betula humilis*, *Drosera anglica*, *Salix myrtilloides*, *Saxifraga hirculus*, *Pinguicula vulgaris*. Особенный интерес представляет находка в Острожской долине эндемика флоры Полесья *Aconitum odontandrum*.

Острожская проходная долина является местом консервирования третичного реликта *Daphne cneorum* (Melnik, 1996) и гляциальных реликтов, которые мигрировали с Карпат (*Swertia perennis*, *Pinguicula vulgaris*) и с севера (*Betula humilis*, *Salix myrtilloides*, *Saxifraga hirculus*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*) в период оледенений (Барбарич, 1966). Со времен днепровско-валдайского межледниковья в Острожской проходной долине сохранились интергляциальные реликты *Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Hedera helix*, *Allium ursinum*, *Equisetum telmateia*, *Hieracium aurantiacum*, *Lunaria rediviva*, *Matteuccia struthiopteris*, *Scopolia carniolica* (Szafer, 1930; Клеопов, 1990; Мельник, 1997).

35 видов флоры Острожской долины внесено в Красную книгу Украины (Червона..., 1996). Это *Diphasiastrum zeileri*, *Lycopodium annotinum*, *Huperzia selago*, *Betula humilis*, *Salix myrtilloides*, *Lunaria rediviva*, *Daphne cneorum*, *Saxifraga hirculus*, *Drosera anglica*, *Astrantia major*, *Swertia perennis*, *Scopolia carniolica*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Pinguicula vulgaris*, *Ligularia bucovinensis*, *Lilium martagon*, *Allium ursinum*, *Galanthus nivalis*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. incarnata*, *D. maculata*, *D. majalis*, *Epipactis helleborine*, *E. palustris*, *Goodyera repens*, *Liparis loeselii*, *Listera ovata*, *Neottia nidus-avis*, *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *Carex davalliana*, *Shoenus ferrugineus*. Ни одна из природно-заповедных территорий Волыно-Подолии и Полесья не имеет такого большого количества видов растений, внесенных в Красную книгу Украины: в заповеднике Медоборы с филиалом Кременецкие горы произрастает 30 таких видов, в Полесском заповеднике и заповеднике Росточье — по 20, в Шацком природном национальном парке — 11 видов.

В составе флоры Острожской долины представлены региональные редкие виды *Acer pseudoplatanus*, *Aquilegia vulgaris*, *Aruncus dioicus*, *Cerasus fruticosa*, *Cimicifuga foetida*, *Daphne mezereum*, *Eremogone saxatilis*, *Fagus sylvatica*, *Geranium phaeum*, *Gladiolus imbricatus*, *Hedera helix*, *Iris sibirica*, *Lembotropis nigricans*, *Matteuccia struthiopteris*, *Phyteuma orbulare*, *P. spicatum*, *Scutellaria altissima*, *Quercus petraea*, *Trollius europaeus*, *Pulsatilla patens*.

Редкие лесные сообщества островных ельников, скально-дубовых лесов и болотные сообщества (схенусово-гипновые и осоки Девелла) внесены в Зеленую книгу Украины (Зеленая..., 1987).

В пределах Острожской долины созданы природно-заповедные территории: Бущанский ботанический заказник общегосударственного значения (385 га); заказники местного значения — Бущанский ботанический (88.3 га), геологический заказник Мизочский кряж (2526 га); лесные заказники — Будеражский (100 га), Любомирский (45 га), Мостивский (187 га), Ольхово (539 га), Мощаницкий энтомологический (44 га), Збитеньский орнитологический (200 га), Збитеньский гидрологический (458 га); заповедные урочища — Бор (679 га), Гурбы (186 га), Мостивское (101 га). Созданы лесные генетические резерваты и лесосеменные участки. Из расчетной лесосеки исключены лесные участки на крутых склонах и возле водоемов. Всего насчитывается около 50 территорий, исключенных из главного лесопользования, которые занимают 20 % площади Острожской долины. Они разобщены в пространстве и занимают небольшие площади (чаще всего 2—4 га). Интенсивные лесозаготовки вблизи них не позволяют сохранить уникальную природу Острожской долины. Производится добыча известняков и вырубка лесов на крутых склонах, включая леса из дуба скального. Использование тяжелой техники во время трелевки древесины приводит к глубоким нарушениям почвы и травяного покрова. Вырубки вблизи островных ельников резко увеличивают ветровальность ели. Осушение болот отрицательно влияет на гидрологический режим Острожской долины, что приводит к усыханию ельников и вымиранию редких видов растений. Вырубки скально-дубовых лесов увеличивают их фрагментацию, сосновых лесов — способствуют увеличению площадей незакрепленных песков.

Острожская долина является лесным «островом», окруженным со всех сторон густонаселенными районами с городами Ровно, Дубно, Здолбунов, Острог, Кременец, Нетишин. Антропогенный прессинг на нее увеличивается с каждым годом. Если не предпринять средств ограничения антропогенного давления, уникальный комплекс может существенно снизить свой экологический потенциал, потерять свою научную и эстетическую ценность. В связи с этим актуальной задачей является обеспечение охраны всего ландшафтного экотона Острожской долины. В 1996 г. Ровенский областной совет принял решение о создании регионального ландшафтного парка на площади 20 тыс. га. Необходимо провести выделение границ парка при зонировании его территории.

Острожская долина с юга примыкает к филиалу заповедника Медоборы — Кременецкие горы, с севера — к геологическому заказнику Мизочский кряж. Это создает уникальные предпосылки для создания Волыно-Подольского заповедника или природного национального парка. Соединение в одной природно-заповедной территории ландшафтных комплексов Кременецких гор, Острожской долины и Мизочского кряжа позволит качественно улучшить охрану биологического разнообразия Украины и Восточной Европы в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрієнко Т. Л., Антонова Г. М. Флористичні знахідки на Ровенщині // Український бот. журн. 1986. Т. 43. № 4. С. 97—101.

Барбарич А. І. Фрагменти рослинності боліт перехідного типу на межі Волинського Лісостепу і Малого Полісся УРСФ // Український бот. журн. 1966. Т. 23. № 1. С. 104—106.

Дідух Я. П., Плюта П. Г., Каркуцієв Г. М. Екологічні режими фітоценозів на межі Волинське плато — Мале Полісся — Кременецькі гори (Рівненська область, Україна) // Український бот. журн. 1995. Т. 50. № 5. С. 23—33.

Зеленая книга Украинской ССР. Киев, 1987. 216 с.

Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев, 1990. 352 с.

Маринич О. М., Шищенко П. Г. Фізико-географічне районування // Географічна енциклопедія України. Київ, 1993. С. 340—343.

Мельник В. И. Сообщества *Quercus petraea* (*Fagaceae*) в Полесье // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 1011—1016.

Мельник В. І. Острівні ялинники Українського Полісся. Київ, 1993. 104 с.

Мельник В. И. Редкие и исчезающие виды растений равнинных лесов Украины (географический и эколого-ценотический анализ, структура популяции, охрана): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ялта, 1997. 33 с.

Савчук Р. И. Дуб скальный в Ровенской области // Лесное хозяйство. 1986. Т. 43. № 3. С. 83—88.

Смык Г. К., Тимофеев В. М. Реликтовая флора Центрального (Житомирского) Полесья // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1985. Вып. 12. С. 3—15.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Фукарек Ф., Хемпель В., Хюбель Г. и др. Растительный мир Земли. М., 1982. Т. 2. 320 с.

Червона книга України. Рослинний світ. Київ, 1996. 608 с.

Aymonin G. G. Sur quelques especes remarquable des complexes boisés de Bourgogne et leur situation de regression en Europe // Bull. Soc. bot. France. 1981. T. 128. Actualités botaniques. N 3/4. P. 95—100.

Melnik V. I. Distribjution and plant communities of *Daphne cneorum* and *Daphne sophia* in Ukraine // Thaiszia. 1996. P. 43—66.

Szafer W. Element górski we florze niżu polskiego // Rozpr. wydz. mat.-przyrodn.-Pol. Acad. Umiej. 1930. Vol. 60. S. 1—151.

SUMMARY

Plant cover of the Ostrozhsk valley (Rivne region, Ukraine) which is a unique landscape ecotone in the East European plain is analyzed. A narrow strip of the Polessian landscapes in the bottom of Ostrozhsk valley is surrounded by wood landscape of slopes, which are characteristic of the Ukraine forest-steppe at the Volhynian-Podolian upland boundary. The wood vegetation consists of typical hornbeam-oak, oak-hornbeam-pine oak-pine and sticky alder forests and rare durmast-oak and spruce communities. Eutropic bogs of Ostrozhsk valley are the advanced Middle-European calcareous bogs. Landscape ecotone of Ostrozhskaya valley is characterized by a high floristic diversity.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 8)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.675.1

© Н. И. Малютин

СИСТЕМА РОДА *DELPHINIUM* (*RANUNCULACEAE*)

N. I. MALYUTIN. THE SYSTEM OF THE GENUS *DELPHINIUM* (*RANUNCULACEAE*)

Марфино Московской области
Поступила 13.01.1999
Окончательный вариант получен 11.07.1999

Изложен новый вариант системы рода *Delphinium*. Выделено 5 новых подсекций. Приложены рисунки стаминодиев, семян, соцветий, корней и листьев.
Ключевые слова: *Delphinium*, система рода, новые таксоны, морфология семян.

Первую систему рода *Delphinium* L. разработал E. Huth (1895). Y. Ewan (1936, 1945), P. Munz (1967, 1968), W. Wang (1962, 1979) и M. Tamura (1990, 1992) исследовали род только в пределах отдельных регионов, не охватывая всего видового многообразия. Tamura (1992) приводит только названия секций, не указывая морфологических особенностей, входящих в них видов. Изучение видов в культуре является одним из важных методов систематики (Малютин, 1973). Любая система без учета строения семян нарушает естественную классификацию.

В ранее опубликованных работах (Малютин, 1960, 1961, 1965, 1967, 1969, 1972, 1973, 1977, 1987) мы обращали внимание на морфологические и биологические особенности видов рода *Delphinium* L. Была установлена связь окраски лепестков с распространением видов в северных и южных местообитаниях, где нектарники и стаминодии бывают черными или окрашены как чашелистики. Показано, что строение стаминодиев мало пригодно для определения видов (рис. 1). Одним из самых важных признаков для деления рода на 4 подрода является характер семян (рис. 2). По семенам можно судить о местообитании того или другого вида. В Европе и Северной Америке виды с крылатыми и чешуйчатыми семенами имеют обособленные широтные границы распространения, и только в Азии у них общий ареал, что связано с центром происхождения рода. Строение соцветия является очень устойчивым признаком, имеющим для дельфиниумов большое биологическое значение. Малоцветковая метелка в процессе эволюции дала начало развитию пирамидальной кисти, в которой насчитывается более 50 цветков (рис. 3). Подземные органы дельфиниумов связаны с условиями местообитания растений. Возникновение клубней у видов, распространенных в сухих степях и полупустынях, позволило им переносить неблагоприятное время года в состоянии вынужденного покоя (рис. 4). Пластинка листа по ширине конечных долек может служить признаком при делении видов на соответствующие подсекции, однако этот признак нельзя считать важным в системе рода (рис. 5).

После публикации нашей системы рода *Delphinium* (Малютин, 1987) значительно увеличилось число вновь описанных видов и возникла необходимость установления новых подсекций.

Представляем новую систему рода *Delphinium*.

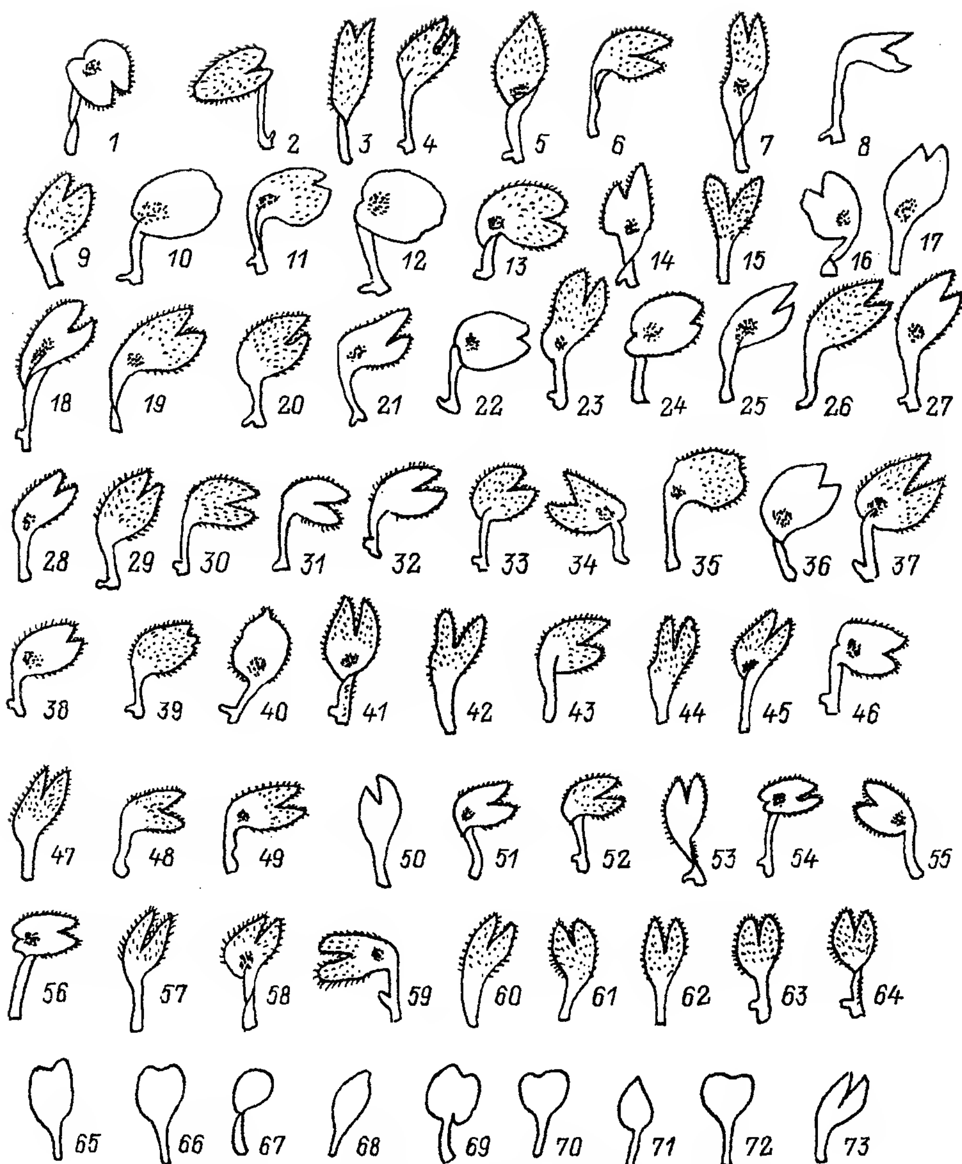


Рис. 1. Стаминодии (нижние лепестки) представителей рода *Delphinium*.

1—8 — sect. *Aconitoides* (*1* — *D. brinonianum*, *2* — *D. chungbaense*, *3* — *D.glaciale*, *4* — *D. lacostei*, *5* — *D. muscosum*, *6* — *D. nepalense*, *7* — *D. nordhageni*, *8* — *D. trichophorum*): *9—25* — sect. *Kolobopetala* (*9* — *D. calophyllum*, *10* — *D. coeruleum*, *11* — *D. davidii*, *12* — *D. grandiflorum*, *13* — *D. kumaonense*, *14* — *D. tenii*, *15* — *D. nortonii*, *16* — *D. likiangense*, *17* — *D. bicolor*, *18* — *D. batangense*, *19* — *D. bhutanicum*, *20* — *D. brachycentrum*, *21* — *D. ceratophorum*, *22* — *D. cheilanthum*, *23* — *D. hamatum*, *24* — *D. middendorffii*, *25* — *D. stapeliosum*); *26—37* — sect. *Delphinastrum* (*26* — *D. cuneatum*, *27* — *D. dubium*, *28* — *D. elatum*, *29* — *D. himalayae*, *30* — *D. aemulans*, *31* — *D. montanum*, *32* — *D. laxiflorum*, *33* — *D. dictyocarpum*, *34* — *D. medogense*, *35* — *D. pachycentrum*, *36* — *D. yuanum*, *37* — *D. exaltatum*); *38—41* — sect. *Grumosa* (*38* — *D. decorum*, *39* — *D. menziesii*, *40* — *D. tricorne*, *41* — *D. alabamicum*); *42—45* — sect. *Microcentra* (*42* — *D. uncinatum*, *43* — *D. foetidum*, *44* — *D. dasycaulon*, *45* — *D. dasyanthum*); *46—50* — sect. *Albocoerulea* (*46* — *D. fargesii*, *47* — *D. triste*, *48* — *D. sparsiflorum*, *49* — *D. albocoeruleum*, *50* — *D. leroyi*); *51—59* — sect. *Pogonantha* (*51* — *D. ellipticoovatum*, *52* — *D. speciosum*, *53* — *D. confusum*, *54* — *D. crassifolium*, *55* — *D. sherriffii*, *56* — *D. pogonanthum*, *57* — *D. pedunculatum*, *58* — *D. afganicum*, *59* — *D. pedatisectum*); *60—64* — sect. *Oligophyllon* (*60* — *D. dasystachyum*, *61* — *D. pallidiflorum*, *62* — *D. fissum*, *63* — *D. carolinianum*, *64* — *D. virescens*); *65*, *66* — subgen. *Staphisagria* (*65* — *D. staphisagria*, *66* — *D. requieni*); *67—73* — subgen. *Delphinium* (*67* — *D. cinereum*, *68* — *D. peregrinum*, *69* — *D. davisii*, *70* — *D. macropetalum*, *71* — *D. balanse*, *72* — *D. cossonianum*, *73* — *D. anthriscifolium*).



Рис. 2. Семена представителей рода *Delphinium.*

I — sect. *Aconitoides* (*1* — *D. brunonianum*, *2* — *D. densiflorum*, *3* — *D. glaciale*, *4* — *D. trichophorum*, *5* — *D. vestitum*, *6* — *D. viscosum*); *II* — sect. *Kolobopetala* (*1* — *D. caeruleum*, *2* — *D. ceratophorum*, *3* — *D. bicolor*, *4* — *D. grandiflorum*, *5* — *D. tenii*, *6* — *D. stapeliosum*, *7* — *D. tatsienense*); *III* — sect. *Delphinastrum* (*1* — *D. cuneatum*, *2* — *D. cardinale*, *3* — *D. elatum*, *4* — *D. exaltatum*, *5* — *D. dictyocarpum*, *6* — *D. pachycentrum*, *7* — *D. thibeticum*, *8* — *D. yunnanense*); *IV* — sect. *Grumosa* (*1* — *D. burkei*, *2* — *D. depauperatum*, *3* — *D. menziesii*, *4* — *D. nudicaule*, *5* — *D. alabamicum*, *6* — *D. tricorne*); *V* — sect. *Microcentra* (*1* — *D. cashmerianum*) и sect. *Albocoerulea* (*2* — *D. albocoeruleum*, *3* — *D. bonvaloti*, *4* — *D. potanini*, *5* — *D. pylzowii*, *6* — *D. triste*, *7* — *D. leroyi*); *VI* — sect. *Pogonantha* (*1* — *D. flexuosum*, *2* — *D. speciosum*, *3* — *D. turkestanicum*, *4* — *D. delavayi*, *5* — *D. micropetalum*, *6* — *D. omeiense*, *7* — *D. centeteroides*, *8* — *D. bicornutum*); *VII* — sect. *Oligophyllon* (*1* — *D. batalini*, *2* — *D. fissum*, *3* — *D. freynii*, *4* — *D. schmalhausenii*, *5* — *D. sordidum*, *6* — *D. semibarbatum*, *7* — *D. carolinianum*, *8* — *D. virescens*); *VIII* — sect. *Delphinium* (*1* — *D. anthriscifolium*, *2* — *D. peregrinum*, *3* — *D. halteratum*) и subgen. *Staphisagria* (*4a*, *4б* — *D. staphisagria*).



Рис. 3. Типы соцветий.

1 — одноцветковое, *2* — малоцветковая метелка, *3* — многоцветковая метелка, *4* — малоцветковая кисть, *5* — многоцветковая кисть, *6* — ветвистая кисть.

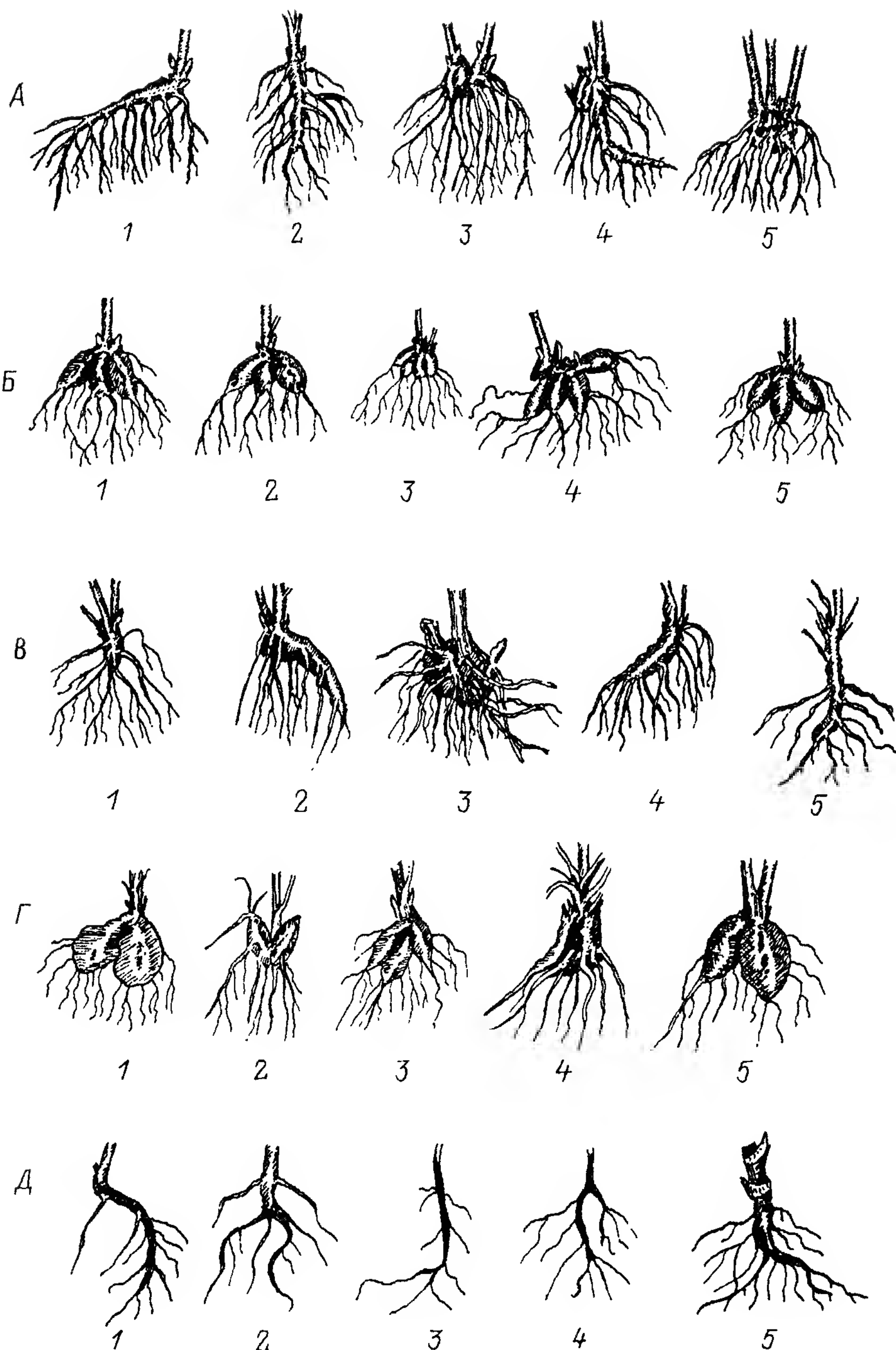


Рис. 4. Подземные органы дельфиниумов.

А — sect. *Aconitoides* (*1* — *D. brunonianum*), sect. *Kolobopetala* (*2* — *D. grandiflorum*), sect. *Delphinastrum* (*3* — *D. elatum*, *4* — *D. cuneatum*, *5* — *D. glaucum*); *Б* — sect. *Grumosa* (*1* — *D. menziesii*, *2* — *D. nudicaule*, *3* — *D. nuttallianum*, *4* — *D. tricorne*, *5* — *D. decorum*); *В* — sect. *Microcentra* (*1* — *D. caucasicum*), sect. *Albocoerulea* (*2* — *D. sparsiflorum*, *5* — *D. leroyi*), sect. *Pogonantha* (*3* — *D. prockhanovii*, *4* — *D. madrense*); *Г* — sect. *Oligophyllon* (*1* — *D. fissum*, *2* — *D. freyni*, *3* — *D. albiflorum*, *4* — *D. semibarbatum*, *5* — *D. fissum* var. *pallasii*); *Д* — sect. *Delphinium* (*1* — *D. anthriscifolium*, *2* — *D. virgatum*, *3* — *D. nanum*, *4* — *D. peregrinum*), subgen. *Staphisagria* (*5* — *D. staphisagria*).

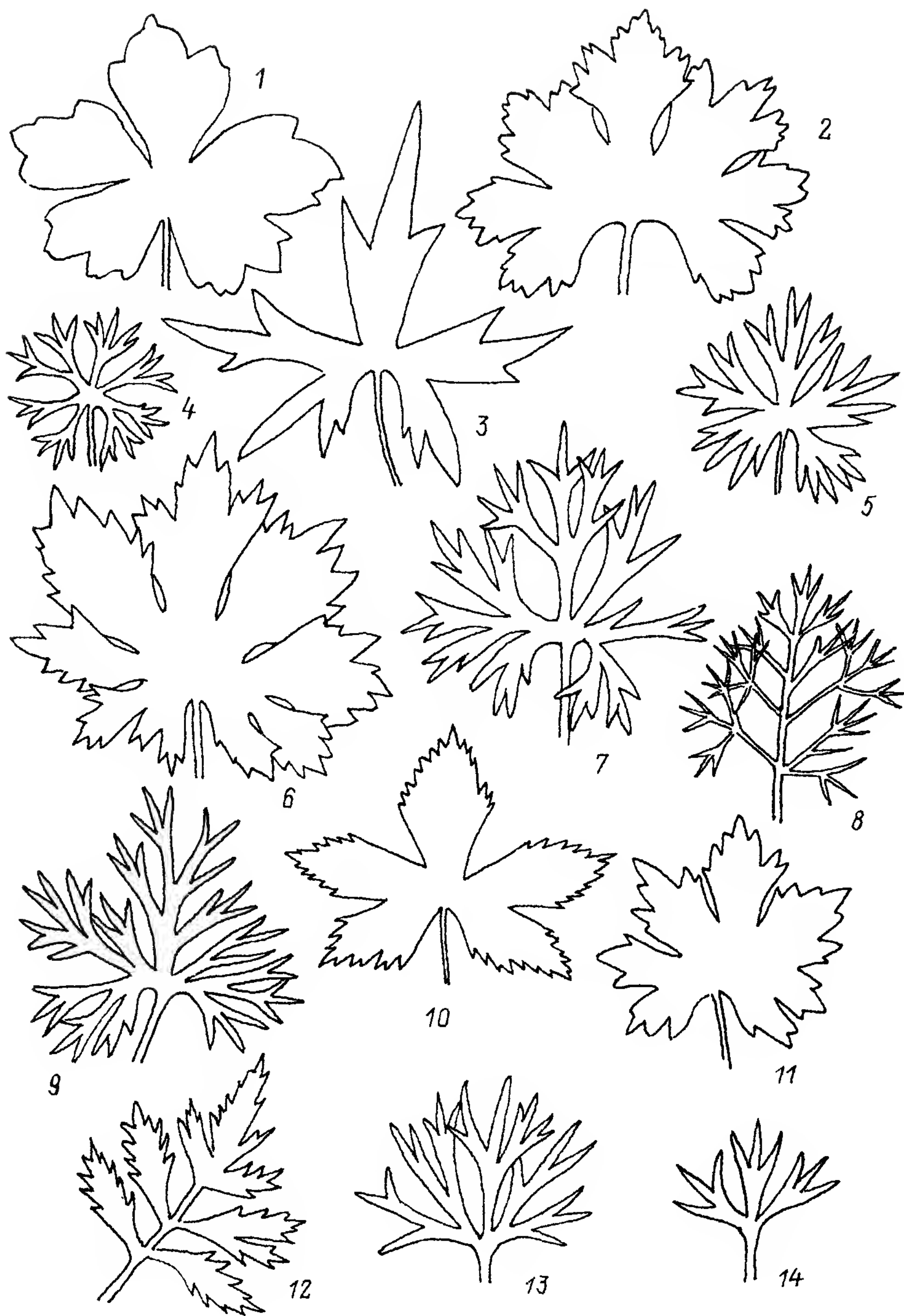


Рис. 5. Пластинка листа у представителей рода *Delphinium*.

1 — D. nudicaule, 2 — D. forrestii, 3 — D. yunnanense, 4 — D. autumnale, 5 — D. calophyllum, 6 — D. elatum, 7 — D. grandiflorum, 8 — D. semibarbatum, 9 — D. fissum, 10 — D. delavayi, 11 — D. staphisagria, 12 — D. anthriscifolium, 13 — D. halteratum, 14 — D. peregrinum.

G e n u s *Delphinium* L. 1753, Sp. Pl. : 530.
T y p u s: *D. peregrinum* L.
Род насчитывает 412 видов.

S u b g e n. 1. *Delphinastrum* (DC.) Peterm. 1846, Analyt. Pflanz. : 15. — *Delphinium* sect. *Delphinastrum* DC. 1818, Syst. 1 : 351. — *Delphinastrum* (DC.) Spach sect. *Alepidospermum* Spach, 1839, Hist. Nat. Veg. 7 : 338. — *Delphinium* sect. *Delphinastrum* grex *Pterosperma* Franch. 1893, Bull. Soc. Philom. Paris, 5 : 166.

Семена крылатые по углам или бескрылые, с ободком вокруг халазы, не чешуйчатые. Поверхность семян морщинистая или гладкая, иногда с мелкими волосками. Т и п: *D. elatum* L. Европа, Азия, Северная Америка. Подрод включает 202 вида.

S e c t. 1. *Aconitoides* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 72.
Шпорцы короче чашелистиков. Т и п: *D. trichophorum* Franch. Азия. 28 видов.

Subsect. 1. *Metaconitoides* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 75.
Соцветие из 2—6 цветков. Т и п: *D. brunonianum* Royle. 23 вида.

Subsect. 2. *Densiflora* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 75.
Соцветие из 7—15 цветков. Т и п: *D. densiflorum* Duthie ex Huth. 5 видов.

S e c t. 2. *Kolobopetala* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 458.
Шпорцы равны чашелистикам или длиннее их. Соцветие — метелка из 3—15 цветков. Л е к т о т и п (Малютин, 1987): *D. grandiflorum* L. Азия, Северная Америка. 93 вида.

Subsect. 1. *Grandiflora* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 271.
Конечные дольки листьев 1—3 мм шир. Верхние лепестки темные или окрашены как чашелистики. Т и п: *D. grandiflorum* L. Азия. 33 вида.

Subsect. 2. *Ceratophora* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 156.
Конечные дольки листьев 3—6 мм шир. Верхние лепестки темные или окрашены как чашелистики. Т и п: *D. ceratophorum* Franch. Азия. 43 вида.

Subsect. 3. *Subscaposa* Ewan, 1936, Bull. Torr. Bot. Club, 63 : 330. — *Delphinium* tribus *Subscaposa* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 445 — *Delphinium* sect. *Bicoloria* Rydb. 1919, Key Rocky Mount. Fl. : 93. — Subsect. *Subscaposa* ser. *Echinatae* Ewan, 1942, Bull. Torr. Bot. Club, 65, 2 : 139. — Subsect. *Bicoloria* (Rydb.) N. I. Malyutin, 1987, Бот. журн. 72, 5 : 687. — Subgen. *Oligophyllon* sect. *Albocoerulea* subsect. *Echinata* (Ewan.) N. I. Malyutin, 1987, цит. соч.: 689.

Верхние лепестки беловатые или желтоватые. Т и п: *D. bicolor* Nutt. Северная Америка. 17 видов.

S e c t. 3. *Delphinastrum* DC., 1818, Syst. 1 : 351. — *Delphinium* sect. *Elatopsis* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 391.

Шпорцы равны чашелистикам или длиннее их. Соцветие многоцветковая кисть. Т и п: *D. elatum* L. Европа, Азия, Северная Америка. 62 вида.

Subsect. 1. *Elatoidea* B. Pawl. 1963, Fragm. Florist. et Geobot. 9, 4 : 431.
Лепестки черные или темно-коричневые. Т и п: *D. elatum* L. Европа, Азия. 24 вида.

Subsect. 2. *Pachycentra* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 137.
Лепестки синие или сине-фиолетовые. Т и п: *D. pachycentrum* Hemsl. Азия. 18 видов.

Subsect. 3. *Exaltata* N. I. Malyutin, 1987, Бот. журн. 72, 5 : 688.

Верхние лепестки беловатые или желтоватые. Тип: *D. exaltatum* Ait. Северная Америка. 20 видов.

Sect. 4. *Grumosa* N. I. Malyutin, 1987, Бот. журн. 72, 5 : 689.

Подземные органы пучковидно-клубневидные. Тип: *D. menziesii* DC. Северная Америка. 19 видов.

Subsect. 1. Menziesia N. I. Malyutin subsect. nov. — Sect. *Paroligophyllon* Tamura, 1990, Acta phytotax. et geobot. 41, 1—3 : 101.

Semina semialata, testa glabra. Typus: *D. menziesii* DC.

Семена полукрылатые, поверхность голая. Тип: *D. menziesii* DC. Запад Канады и США. 15 видов.

D. antoninum Eastw., *D. bakeri* Ewan, *D. burkei* Greene, *D. decorum* Fischer et Meyer, *D. depauperatum* Nutt. et Torrey, *D. gracilentum* Greene, *D. leucophaeum* Greene. *D. luteum* Heller, *D. menziesii* DC., *D. nudicaule* Torrey et A. Gray, *D. nuttallianum* Pritzel, *D. nuttalli* A. Gray, *D. patens* Bentham, *D. pavonaceum* Ewan, *D. trollifolium* A. Gray.

Subsect. 2. Tricornia N. I. Malyutin subsect. nov.

Semina exalatum, testa minute pubescentibus. Typus: *D. tricorne* Michx.

Семена бескрылые, поверхность семян мелкопушистая. Тип: *D. tricorne* Michx. Восток США. 4 вида.

D. alabamicum Kral, *D. newtonianum* D. M. Moore, *D. treleasei* B. F. Bush, *D. tricorne* Michx.

Subgen. 2. *Oligophyllon* Dimitrova, 1969, Нов. сист. высш. раст. 6 : 64. *Delphinastrum* (DC.) Spach sect. *Lepidospermum* Spach, 1839, Hist. Nat. Veg. 7 : 341. — *Delphinium* sect. *Delphinastrum* DC. grex *Lophosperma* Franch. 1893, Bull. Soc. Philom. Paris, 5 : 162.

Семена чешуйчато-пластинчатые. Тип: *D. fissum* Waldst. et Kit. (*D. hirsutum* Pers.). Европа, Азия, Африка, Северная Америка. Подрод включает 189 видов

Sect. 1. *Microcentra* N. I. Malyutin, 1987, Бот. журн. 72, 5 : 689.

Шпорцы короче чашелистиков. Тип: *D. cashmerianum* Royle. Азия, Африка. 29 видов.

Sect. 2. *Albocoerulea* N. I. Malyutin, 1987, Бот. журн. 72, 5 : 689.

Шпорцы равны чашелистикам или длиннее их. Соцветие — метелка. Тип: *D. albocoeruleum* Maxim. Азия, Африка. 30 видов.

Subsect. 1. *Albocoerulea* N. I. Malyutin, 1987, Бот. журн. 72, 5 : 689.

Шпорцы 8—25 мм дл. Тип: *D. albocoeruleum* Maxim. Восточная Азия. 28 видов.

Subsect. 2. *Macrocentra* N. I. Malyutin, 1987, Бот. журн. 72, 5 : 690.

Шпорцы 25—45 мм дл. Тип: *D. macrocentron* Oliver. Африка. 2 вида.

Sect. 3. *Pogonantha* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 137.

Шпорцы равны чашелистикам или длиннее их. Соцветие многоцветковая кисть. Тип: *D. pogonanthum* Hand.-Mazz. Азия, Северная Америка. 99 видов.

Секция *Pogonantha*, с чешуйчато-пластинчатыми семенами, по другим признакам аналогичная растениям из секции *Delphinastrum* вызывает особый интерес. Виды секции *Pogonantha* имеют стебли до 200 см выс. и соцветие — многоцветковую кисть, конечные доли листьев более 5 мм шир. Tamura (1966) считал секцию *Pogonantha* вполне естественной, виды которой имеют пластинчато-чешуйчатые семена; однако позднее (Tamura, 1992) он отнес эту секцию наряду с секциями *Kolobopetala*, *Microcentra* и *Albocoerulea* к секции *Delphinastrum* DC., тем самым объединив виды с крылатыми и чешуйчатыми семенами и нарушив естественное деление рода на определенные группы. Поводов для своих перестановок он не приводит. Распространение секции *Pogonantha* в Азии показывает обособленные ареалы 3 групп видов, которые мы выделяем в подсекции (рис. 6). В секцию *Pogonantha* входит также подсекция *Wislizenana* Warnock из Мексики, включающая 9 видов.

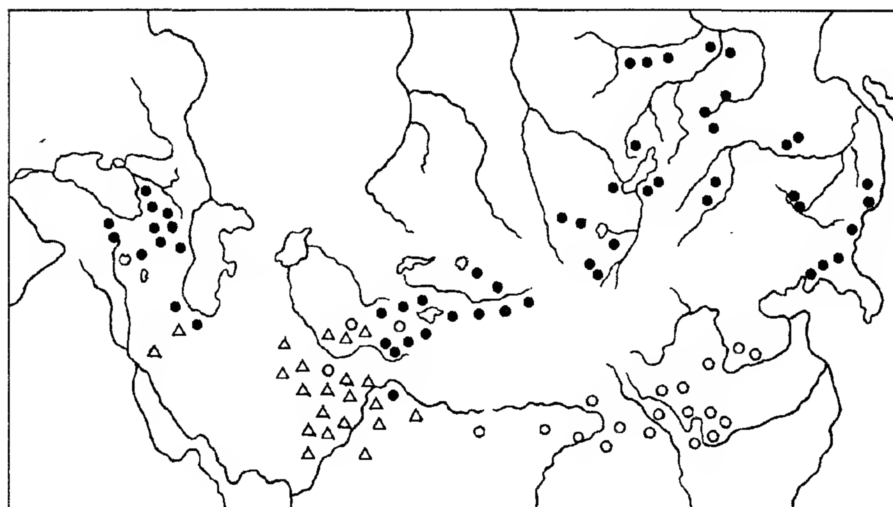


Рис. 6. Арсал секции *Pogonantha*.
Подсекции: *а* — *Speciosa*, *б* — *Pogonantha*, *в* — *Saniculaefolia*.

Subsect. 1. Speciosa N. I. Malyutin subsect. nov.

Petala nigra, sepala 10—25 mm lg. Typus: *D. speciosum* Bieb.

Лепестки черные, чашелистики 10—25 мм дл. Тип: *D. speciosum* Bieb. Азия. 40 видов.

D. araraticum N. Busch, *D. arcuatum* N. Busch, *D. boissieri* Buhse, *D. bracteosum* Somm. et Lev., *D. buschianum* Grossh., *D. charadzae* Kem.-Nath. et Gagnidze, *D. confusum* M. Pop., *D. crassifolium* Schrad., *D. crispulum* Rupr., *D. dasycarpum* Stev., *D. dissectum* Huth, *D. dzavakhischwilii* Kem.-Nath., *D. elbursense* Rech. f., *D. elisabethae* N. Busch, *D. fedorovii* Dimitrova, *D. flexuosum* Bieb., *D. gelmetzicum* Dimitrova, *D. huetianum* Meikle, *D. incisum* Wall., *D. ironorum* N. Busch, *D. leonidae* Kem.-Nath., *D. linearilobum* (Trautv.) N. Busch, *D. lomakinii* Kem.-Nath., *D. maackianum* Regel, *D. mariae* N. Busch, *D. megalanthum* Nevski, *D. naviculare* W. T. Wang, *D. oreophilum* Huth, *D. osseticum* N. Busch, *D. prokhanovii* Dimitrova, *D. pyramidatum* Alb., *D. speciosum* Bieb., *D. thamarae* Kem.-Nath., *D. tomentellum* N. Busch, *D. turkestanicum* Huth, *D. winklerianum* Huth, *D. wuqiaense* W. T. Wang.

Subsect. 2. *Pogonantha* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 141.

Лепестки синие или фиолетовые. Тип: *D. pogonanthum* Hand.-Mazz. Азия. 32 вида.

D. angustirhombicum W. T. Wang, *D. baoshanense* W. T. Wang, *D. bulleyanum* Forrest, *D. delavayi* Franch., *D. denudatum* Wall., *D. drepanocentrum* (Brühl) Munz, *D. glabricaule* W. T. Wang, *D. gonggaense* W. T. Wang, *D. gyalanum* Marqand et Airy Shaw, *D. handelianum* W. T. Wang, *D. hirtifolium* W. T. Wang, *D. hueizeense* W. T. Wang, *D. latirhombicum* W. T. Wang, *D. lithophilum* Podlech, *D. micropetalum* Finet et Gagnep., *D. muliense* W. T. Wang, *D. ninglangshanicum* W. T. Wang, *D. nuristanicum* Tamura, *D. omeiense* W. T. Wang, *D. orthocentrum* Franch., *D. pogonanthum* Hand.-Mazz., *D. rangtangense* W. T. Wang, *D. royleyi* Munz, *D. scabiflorum* D. Don, *D. sherriffii* Munz., *D. spirocentrum* Hand.-Mazz., *D. ternatum* Huth, *D. tongolense* Franch., *D. trifoliatum* Finet et Gagnep., *D. umbrosum* Hand.-Mazz., *D. wenchuanense* W. T. Wang, *D. yanwaense* W. T. Wang.

Subsect. 3. Saniculaefolia N. I. Malyutin subsect. nov.

Petala pallida-coerulea, raro albida, sepala 7—10 mm lg. Types: *D. saniculaefolium* Boiss.

Лепестки бледно-синие, редко беловатые. Чашелистики 7—10 мм дл. Тип: *D. saniculaefolium* Boiss. Азия. 18 видов.

D. aquilegifolium (Boiss.) Bornm., *D. bulbiliferum* Rech. f., *D. centeteroides* (Brühl) Munz, *D. chitralense* H. Riedl, *D. decoloratum* Ovcz. et Koczk., *D. edelbergii* Rech. f. et H. Riedl., *D. griseum* Gilli, *D. koelzii* Munz, *D. kohatense* (Brühl) Munz, *D. latesquamatum* Gilli, *D. longipedunculatum* Regel et Schmalh., *D. mastujensis*

R. A. Qureshi et M. H. Chaudhri, *D. saniculifolium* Boiss., *D. semiclavatum* Nevski, *D. suave* Huth, *D. swatense* R. A. Qureshi et M. H. Chaudhri, *D. tenuipes* Tamura, *D. tetanoplectrum* Rech. f.

Subsect. 4. *Wislizenana* Warnock, 1984, Madroña, 31, 4 : 243.

Верхние лепестки беловато-синие, реже фиолетовые, чашелистики 18—20 мм дл. Тип: *D. wislizeni* Engelm. Мексика. 9 видов.

Sect. 4. *Oligophyllon.*

Подземные органы с клубнями. Соцветие кисть, чашелистики 6—16 мм. дл. Тип: *D. fissum* Waldst. et Kit. Европа, Азия, Африка, Северная Америка. 31 вид.

Subsect. 1. *Squamata* B. Pawl. 1963, Fragm. Florist. et Geobot. 9, 4 : 435.

Соцветие из 15—30 цветков, чашелистики 10—16 мм дл., ноготок без придатка. Тип: *D. fissum* Waldst. et Kit. Европа, Азия, Африка. 14 видов.

Subsect. 2. Tuberosa N. I. Malyutin subsect. nov.

Inflorescentia 7—15 floralis, sepala 6—10 mm lg., staminodium sine appendicula. Typus: *D. tuberosa* Aucher ex Boiss.

Соцветие из 7—15 цветков, чашелистики 6—10 мм дл., стаминодии без придатка. Тип: *D. tuberosa* Aucher ex Boiss. Турция, Иран, Ирак, Оман. 16 видов.

Subsect. 3. *Caroliniana* N. I. Malyutin, 1987, Бот. журн. 72, 5 : 691.

Ноготок стаминодиев с придатком. Тип: *D. carolineanum* Walt. США. 1 вид.

Subgen. 3. *Delphinium.*

Семена шаровидные или полушаровидные, чешуйчатые. Однолетники (за исключением *D. balansae* Boiss. et Reut.). Тип: *D. peregrinum* L. Средиземноморье, Юго-Восточный Китай. 18 видов.

Sect. 1. *Anthriscifolium* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sin. 10 : 277.

Пластинка стаминодиев 2-лопастная. Тип: *D. anthriscifolium* Hance. Юго-Восточный Китай. 1 вид.

Sect. 2. *Delphinium* — *Delphinellum* DC. 1818, Syst. 1 : 346. — Genus *Phledinium* Spach, 1839, Hist. Nat. Veg. 7 : 351.

Пластинка стаминодиев цельная. Тип: *D. peregrinum* L. Средиземноморье. 17 видов.

Subgen. 4. *Staphisagria* (DC.) Peterm. 1846, Analyt. Pflanz. : 15. — *Delphinium* sect. *Staphisagria* DC. 1818, Syst. 1 : 340. — Genus *Staphisagria* (DC.) Spach, 1839, Hist. Nat. Veg. 7 : 347.

Семена крупные, сетчато-морщинистые. Тип: *D. staphisagria* L. Средиземноморье. 3 вида.

Новые комбинации в роде *Delphinium*

D. acutidentatum (W. T. Wang) N. I. Malyutin comb. nov. — *D. nordhagenii* var. *acutidentatum* W. T. Wang, 1979, Fl. Reip. Pop. Sinica, 27 : 359, tab. 81, fig. 5—7. Восточный Тибет: Пулан. От *D. nordhagenii* отличается шпорцами 5—6 мм дл., пластинкой листа 9 мм шир.

D. trichophorum var. oxycentrum (W. T. Wang) N. I. Malyutin comb. et stat. nov. — *D. oxycentrum* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 73. Китай, пров. Сычуань, район Конки.

D. trichophorum var. wrightii (Chen) N. I. Malyutin comb. et stat. nov. — *D. wrightii* Chen, 1948, Bull. Fan. Mem. Inst. Biol. n. s., 1 : 166. Китай, пров. Сычуань, Мули.

D. sinoamabile N. I. Malyutin nom. nov. — *D. amabile* C. Y. Yang et B. Wang, 1992, Acta phytotax. Sinica, 30 : 89, non *D. amabile* Tidestr. 1925, Contr. U. S. Nat. Herb. 25 : 207. Китай, пров. Синьцзян : Хобоксар.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Малютин Н. И. Многолетние дельфиниумы. М., 1960. С. 1—68.

Малютин Н. И. К истории культуры многолетних дельфиниумов (XVIII—XIX столетия) // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 4. С. 596—599.

Малютин Н. И. Биологическая роль соцветия в эволюции некоторых растений // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 5. С. 685—689.

Малютин Н. И. О причинах образования гипокотильных клубней // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 3. С. 370—371.

Малютин Н. И. О биологическом значении пигментов цветка // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1050—1053.

Малютин Н. И. О строении подземных органов дельфиниума *Delphinium cultorum* Voss. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 592—596.

Малютин Н. И. Филогения и систематика рода *Delphinium* L. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 12. С. 1710—1722.

Малютин Н. И. Запах и окраска цветка в жизни растений // Наука и жизнь. 1977. № 6. С. 118—121.

Малютин Н. И. Система рода *Delphinium* (*Ranunculaceae*), основанная на морфологических признаках семян // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 683—693.

Ewan J. The genus *Dephinium* in North America: series *Pelligerae* of subsection *Subscaposa* // Bull. Torrey Bot. Club. 1936. Vol. 63. N 6. P. 327 — 342.

Ewan J. A synopsis of the North American species of *Delphinium* // Univ. Colorado Stud. Ser. D. 1945. Vol. 2. N 2. P. 55—244.

Huth E. Monographia der Gattung *Delphinium* // Bot. Jahrb. 1895. Bd 20. N 3. S. 322—416; N 4. S. 417—499.

Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae.* VI // Sci. Repts. 1966. Vol. 15. N 1. P. 13—35.

Tamura M. A new classification of the family *Ranunculaceae* 3 // Acta Phytotax. Geobot. 1990. Vol. 41. N 1—3. P. 93—101.

Tamura M. A new classification of the family *Ranunculaceae* 4 // Acta Phytotax. Geobot. 1992. Vol. 43. N 2. P. 139—146.

Warnock M. J. Proposal to conserve 2539 *Delphinium* L. (*Ranunculaceae*) with a conserved type // Taxon. 1993. Vol. 42. N 2. P. 453—456.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(571.6)

© А. Б. Мельникова

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШЕХЕХЦИРСКИЙ» И ЕГО ОХРАННОЙ ЗОНЫ (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

A. B. MELNIKOVA. ADDITION TO THE VASCULAR PLANT FLORA OF THE BIG KHEKHTSIR NATURE RESERVE AND ITS RESTRICTED AREA (KHABAROVSK REGION)

Государственный природный заповедник «Большехехцирский»
с. Бычиха
E-mail: tkach@reserve.kht.ru
Поступила 28.11.2000

Приведено 16 новых видов для флоры заповедника «Большехехцирский», в том числе 1 вид для его охранной зоны. Большинство видов в Приамурье являются редкими.
Ключевые слова: сосудистые растений, флора, редкие виды, Приамурье.

Материалы приведенного дополнения являются результатом обработки сборов автора (за исключением *Parathelypteris nipponica*) на территории заповедника «Большехехцирский» (Хабаровский край) и его охранной зоны за период с 1965 по 1998 г. Выявлено 16 новых видов (2 новых рода: *Parathelypteris*, *Tripleurospermum*), многие из которых оказались редкими для флоры Приамурья. Названия видов приведены в алфавитном порядке. Номенклатура таксонов соответствует последним сводкам (Сосудистые..., 1985—1996; Черепанов, 1995). При цитировании этикеток коллектор указан в случае, когда находка сделана не автором данной статьи.

Calamagrostis amurensis Probat. — Дальневосточный эндемик. Северный макросклон хр. Большой Хехцир, елово-пихтовый лес, в 700 м от кордона в верховьях ручья Соснинского (квартал (кв.) 51 Уссурийского лесничества), 9 VII 1980, № 3103, А. Мельникова, В. Куваев. Определила Н. С. Пробатова. Является новым для флоры Хабаровского и им. Лазо районов. Н. С. Пробатова (1985) указывала этот вид для Алданского, Нижне-Зейского, Буреинского, Амгунского и Уссурийского флористических районов.

Carex pediformis C. A. Mey. Западный склон хр. Большой Хехцир (кв. 63 Южного лесничества), южная экспозиция склона сопки Подушка, открытые щебнистые места у выходов кремнистых сланцев, среди разреженного дубняка, 6 V 1996, № 2697. Определил А. Е. Кожевников. Редко в Приамурье и Приморье (Кожевников и др., 1999).

Elymus ciliaris (Trin.) Tzvel. — японо-китайский вид. Западный склон хр. Большой Хехцир, щебнистый склон сопки Пограничной на правобережье р. Уссури (кв. 109 Южного лесничества), 27 VII 1986; там же, приустьевая часть р. Чирка, близ кордона (кв. 109), 30 VI 1997, № 3335, 3336. Известен только из южного подрайона Уссурийского флористического района, а также из 2 пунктов севернее Хабаровска (Пробатова, 1985).

Inula japonica Thunb. (*I. britanica* subsp. *japonica* (Thunb.) Worosch.) — японо-китайский вид. Южная часть заповедника, правобережье р. Чирка, высокая терраса, среди вейникового разнотравья («Рисополье», кв. 170 Южного лесничества), в фазе зацветания, 9 VIII 1995, № 2588. В Хабаровском крае редко (Баркалов, 1992).

Parathelypteris nipponica (Franch. et Savat.) Ching — восточноазиатский вид. Склон хр. Большой Хехцир, влажные места в смешанном лесу, в фазе созревания сорусов, 9 VIII 1965, А. Бабурин, № 3120, подножие горы Корфовская на склоне северной экспозиции, в смешанном лесу, 20 VIII 1966, № 3122.

Persicaria maculata (Rafin.) S. F. Gray — восточно-южноазиатский вид. Охранная зона, ж.-д. насыпь (близ границ Одырского лесничества), в фазе плодоношения, 28 IX 1994, № 3259, 3260.

P. trigonocarpa (Makino) Nakai — японо-китайский вид, очень редкий на российском Дальнем Востоке. Правобережье р. Уссури, близ устья р. Чирка, галечники (кв. 109 Южного лесничества), 16 IX 1998, № 3310. Определил Н. Н. Цвелёв. Известен лишь из Нижне-Зейского флористического района (Облученский р-н) и единственного пункта в центральном подрайоне Уссурийского флористического района (близ ж.-д. ст. Хехцир) (Цвелёв, 1989).

Polygonum calcatum Lindm. — Приустьевая часть р. Чирка (кв. 132 Южного лесничества), на отмели, в фазе завязывания плодов, 23 VII 1997, № 3257. Определил Н. Н. Цвелёв.

Potamogeton berchtoldii Fleb. — циркумполярный вид. Водоем близ «Рисополья» правобережья р. Чирка (кв. 196 Южного лесничества), в фазе вегетации, 9 VIII 1995, № 3109.

Rumex stenophyllus Ledeb. — Во дворе центральной усадьбы заповедника (с. Бычиха, Уссурийское лесничество), 7 IX 1990. Обнаружен также в приустьевой части р. Чирка (кв. 109 Южного лесничества), № 2819. Редко. Определил Н. Н. Цвелёв. В Хабаровском крае отмечен лишь в одном пункте Комсомольского р-на (Цвелёв, 1989).

Scutellaria pekinensis Maxim. — японо-китайский вид. Урочище Куркуниха (кв. 109 Южного лесничества), у подножия сопки Подушка в широколиственном разреженном лесу с преобладанием дуба, среди кустарников и разнотравья, в фазе зацветания, 7 VI 1994, № 3052. Изредка. Указан для южной части Российского Дальнего Востока (Буреинский и Уссурийский флористические районы) (Пробатова, 1995).

Sparganium rothertii Tzvel. — даурско-южнодальневосточный вид. Берег стоячего водоема, правобережье р. Чирка (кв. 168 Южного лесничества), в фазе массового цветения, 14 VII 1986, № 3318. Изредка. Определил Н. Н. Цвелёв. В Хабаровском крае известен из одного пункта (северный подрайон Уссурийского флористического района) (Цвелёв, 1996).

Trapa pseudoincisa Nakai — Старица р. Чирка (Южное лесничество), в фазе массового цветения, 21 VII 1966; старица р. Чирка (кв. 235 Южного лесничества), 10 VII 1973, 18 VII 1973; р. Чирка близ устья р. Цыпа (кв. 219 Южного лесничества), 26 VIII 1980. В охранной зоне: водоемы Большого Уссурийского о-ва, в фазе цветения, 18 VII 1973; оз. Кривое (напротив кв. 219 Одырского лесничества), 12 VIII 1992, № 1878—1881. Определил Н. Н. Цвелёв.

T. rossica V. Vassil. — вид с дизъюнктивным ареалом. Старицы правобережья р. Чирка (кв. 168, 235, 197 Южного лесничества), 23 VII 1986, 29 VII 1987, 1 VIII 1988. В охранной зоне: водоем близ с. Невельское (р-н им. Лазо), 1 VIII 1987, № 3379—3383. На российском Дальнем Востоке известен только из нескольких местонахождений — низовье р. Биры и среднее течение р. Урми (Цвелёв, 1995).

Tripleurospermum limosum (Maxim.) Poped. — японо-китайский вид. Южное лесничество: песчано-илистые и галечниковые отмели правобережья р. Уссури, в фазах бутонизации и цветения, 15 VI 1972; верховье р. Инженерка, влажные места, на обочине лесной дороги, в фазе массового цветения, 31 VII 1997; близ р. Одырь на широкой просеке, 4 VIII 1978, № 2490-2493. Изредка. В крае приводится для Нижне-Зейского, Амгунского и Уссурийского флористических районов (Баркалов, 1992).

Woodsia subcordata Turcz. — дальневосточный вид. Выходы коренных пород, разреженный дубняк близ р. Пилка (кв. 114 Южного лесничества), 16 IX 1979; выходы коренных пород близ урочища Свободный, 11 VIII 1981; скальные выступы сопки Подушка (кв. 65 Южного лесничества), 12 VIII 1981; расщелины останца Сфинкс (кв. 30 Уссурийского лесничества), 12 VIII 1981, № 3119. Н. Н. Цвелёв (1991) указывает его для юга Дальнего Востока (Нижне-Зейский, Буреинский (юг), Уссурийский, Южно-Сахалинский флористические районы).

Таким образом, из 15 приведенных новых видов для заповедника и 1 — для охранной зоны, 6 видов являются новыми для флоры Хабаровского и им. Лазо районов; для 10 видов в регионе даны новые местонахождения. Перечисленные выше сборы хранятся в фондах заповедника, дублеты — в Гербариях LE, VLA.

Благодарности

Автор искренне благодарна Н. Н. Цвелёву, Н. С. Пробатовой и А. Е. Кожевникову за помощь при определении некоторых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Сем. *Asteraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1992. Т. 6. С. 190—194.

Кожевников А. Е., Петелин Д. А., Думикян А. Д. Уникальные, редкие и нуждающиеся в особой охране ботанические объекты в Буреинском государственном заповеднике // Тр. гос. природного заповедника «Буреинский». Владивосток—Хабаровск, 1999. Вып. 1. С. 34—54.

Пробатова Н. С. Семейства: *Poaceae*, *Lamiaceae* // Сосудистые растений советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985. Т. 1. С. 89—382; 1995. Т. 7. С. 294—379.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985—1996. Т. 1—8.

Цвелёв Н. Н. Семейства: *Polygonaceae*, *Woodsiaceae*, *Thelypteridaceae*, *Trapaceae*, *Typhaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1989. Т. 4. С. 25—122; 1991. Т. 5. С. 81—92; 1995. Т. 7. С. 241—244; 1996. Т. 8. С. 346—357.

Черепанов С. К. Сосудистые растений России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

16 taxa new for the Big Khekhtsir Nature Reserve, including one species from its restricted area are recorded. Most taxa are rare for the flora of Priamurye.

УДК 582.734 : 581.9(477)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© В. И. Гончаренко

RUBUS PLICATUS (*ROSACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ БЕЛОРУССИИ

V. I. GONCHARENKO. *RUBUS PLICATUS* (*ROSACEAE*) — A NEW SPECIES FOR THE BYELORUSSIAN FLORA

Львовский национальный университет им. Ивана Франко
Львов, Украина
E-mail: biolog@franko.lviv.ua
Поступила 26.05.2000

Приведен новый вид для флоры Белоруссии — *Rubus plicatus* (*Rosaceae*). Даны морфологическое описание, отличительные признаки от близких видов и местонахождения на территории Белоруссии.
Ключевые слова: флористические находки, *Rubus*, Белоруссия.

В литературе для флоры Белоруссии из рода *Rubus* L. приводились разное количество видов и различные виды. В последней обработке рода для «Определителя высших растений Белоруссии» Л. Г. Симонович (1999) приводит 5 видов: *R. chamaemorus* L., *R. saxatilis* L., *R. idaeus* L., *R. nessensis* W. Hall, *R. caesius* L. Среди гербарных материалов, собранных нами, был выявлен *R. plicatus* Weihe et Nees — вид, который ранее не указывался для флоры Белоруссии. Этот западноевропейский вид относится к типовому подроду *Rubus*, секции *Rubus*, подсекции *Rubus* (Weber, 1995). В Восточной Европе проходит восточная граница его ареала, которая к этому времени окончательно не определена. В большинстве случаев этот вид, как и другие из этого рода, не идентифицируется ботаниками стран Восточной Европы, что объясняется сложной систематической структурой рода в целом, отсутствием морфологических описаний видов во «Флорах...» и ботанических сводках стран территории бывшего СССР, малоизвестностью работ по типификации ежевик Западной Европы, отсутствием в гербариях гербарных образцов. Краткое описание *R. plicatus* приведено только во «Флоре УРСР» (Клоков, 1954), и в связи с этим считаем целесообразным привести полное морфологическое описание.

R. plicatus Weihe et Nees, 1822, Rubi Germ.: 15. tab. 1. *R. fruticosus* L., 1753, Sp. Pl.: 493 nom. ambig. — *R. affinis* Weihe et Nees, 1822, Rubi Germ.: 22.

Кустарник 0.5—1.75 иногда до 2 м высотой. Однолетний скелетный побег прямостоячий, иногда верхушка наклоняется вниз. Его стебель цилиндрический, тупоребристый или плоскогранный, иногда желобчатый, зеленый или едва красно-коричневый, голый с сидячими железками и (3)5—10 на 5 см шиловидными, наклоненными, расширенными при основании шипами 5—6(7) мм дл. Листья пятилопастные, пальчатые, с верхней стороны зеленые с (0)1—10(25) волосками на 1—2 см, с нижней стороны зеленые, густо опушенные, редко слабо войлочные. Конечный листочек с коротким черешочком (24—35 % длины пластинки). Его пластинка яйцевидная или эллиптическая с широкосердцевидным основанием и острой верхушкой (5)10—15 мм дл. Зубчатость равномерная с острыми зубцами 1—2(3) мм дл. Нижние листочки летом с черешочками до 2 мм, а осенью — до 4 мм дл. Черешок почти голый с 5—15 сильно согнутыми шипами до 3 мм дл. Прилистники узколанцетные.

Соцветия кистевидные или метелковидные. Верхние листья простые, ланцетные, нижние — сложные, трех-, пятичленные. Конечный листочек трехчленных листьев эллиптический или обратнояйцевидный с узкозакругленным или клиновидным основанием. Боковые листочки почти сидячие. Главная ось рассеянно опушенная с 3—7 на 5 см согнутыми шипами 3—5 мм дл. Цветоножки (10)20—30(40) мм дл., зеленые, слабо опушенные с сидячими железками и (0)1—2(5) слабо серповидными шипами 2(3) мм дл. Чашелистики зеленые, короткие. Лепестки обратнояйцевидные, белые,

иногда бледно-розовые, (8)10—13 мм дл. Тычинки короче зеленых плодолистиков или иногда равны им. Пыльники голые. Завязи голые или слабо опушенные. Цветоложе опушенное. Плод многокостянка. Цветение VI—VII(VIII).

R. plicatus внешне похож на других представителей подсекции *Rubus*, которые отличаются от него нижеприведенными признаками. *R. bertramii* G. Braun имеет листья с нижней стороны почти голые или слабо опушенные. Конечный листочек длинночерешковый (33—52 % длины пластинки). Его пластинка яйцевидно-треугольная с широким, слабо сердцевидным основанием и тонкой верхушкой 15—20 мм дл., иногда 2—3-лопастная. Нижние листочки с черешочками (1)2—3(4) мм дл. Чашелистики удлиненные. Тычинки длиннее плодолистиков. Цветоложе (почти) голое. *R. opacus* Focke имеет стебель ребристый или тупоребристый с плоскими или желобчатыми гранями, красно-коричневый с шиловидными, иногда согнутыми, мощными с расширенным основанием, красными шипами 6—7 мм дл. Конечный листочек длинночерешковый (33—47 % длины пластинки). Тычинки равны зеленым плодолистикам или длиннее их. *R. nessensis* W. Hall имеет стебель с прямыми, шиловидными или конусовидными, темно-красно-фиолетовыми шипами 1—3(5) мм дл. Главная ось соцветия с прямыми или наклоненными фиолетово-красными шипами 2—3 мм дл. Тычинки длиннее зеленых плодолистиков. Цветоложе голое.

Естественный ареал *R. plicatus* находится в Европе. На западе ареал ограничен Британскими островами, на севере — Норвегией и Швецией, на востоке — Литвой, Белоруссией, Украиной, Румынией, на юге — Болгарией, Югославией, Италией (?) и Францией. Вид произрастает в кустарниках, светлых лесах, опушках леса на свежих, иногда влажных, бедных кальцием почвах.

На территории Белоруссии нами обнаружен: «Беларусь, Брестская обл., Малоритский р-н, д. Перевысь, 1.6 км на восток, влажный лиственный лес. VH 41. 19.06.1999, В. Гончаренко» (LE, LW); «там же, 2 км на юг, влажный молодой березовый лес. VH 29. 19.06.1999, В. Гончаренко» (LW). На Украине является наиболее продвинутым на северо-восток, согласно литературным данным (Заверуха и др., 1986) и гербарным материалам (Гончаренко, in sched LW), есть местопроизрастание, расположенное в 4 км на юго-восток от с. Берестя Дубровицкого района Ровенской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Заверуха Б. В., Івченко І. С., Козьяков О. С. и др. Види роду *Rubus* L. на заході УРСР: ботаніко-географічний аспект // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43. № 6. С. 35—39.

Клоков М. В. Рід 415. Ожина. Малина. — *Rubus* L. // Флора УРСР. — Київ, 1954. Т. 6. С. 81—94.

Симонович Л. К. *Rubus* L. — Малина // Определитель высших растений Беларуси. Минск, 1999. 148 с.

Weber H. E. *Rubus* L. // Illustrierte Flora von Mitteleuropa / Beas von G. Hegi. 3 voll, Teel 24, Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2(2). Berlin, 1995. S. 284—585.

SUMMARY

Rubus plicatus Weihe et Nees., a new species for the Byelorussian flora is recorded. Localities, morphological description and the features distinguishing this species from the related ones (*R. bertramii* G. Braun, *R. opacus* Focke and *R. nessensis* W. Hall) are given.

УДК 581.9 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© А. Ш. Ибрагимов, Т. Г. Талыбов

RUPPIACEAE — НОВОЕ СЕМЕЙСТВО ДЛЯ ФЛОРЫ НАХИЧЕВАНСКОЙ АР

A. Sh. IBRAGIMOV, T. G. TALYBOV. *RUPPIACEAE* — A NEW FAMILY FOR NAKHYCHEVAN AUTONOMOUS REPUBLIC

373630 Азербайджан, Нахичеванская АР, г. Нахичевань
Нахичеванский госуниверситет, каф. ботаники
Поступила 28.04.2000

Сообщается о находке нового для флоры Нахичеванской АР сем. *Ruppiaceae*.
Ключевые слова: флористические находки, *Ruppiaceae*, Нахичеванская АР.

Во время флористических и геоботанических исследований малоизученной водно-болотной растительности края нами в 1999 г. найден вид руппии морской — *Ruppia maritima* L., который не был известен из Нахичеванской АР.

Ruppia maritima L. (1753) Sp. pl. — *R. rostellata* Koch — *R. maritima* subsp. *rostellata* (Koch) Aschers. et Graebn., Fedtschenko, Fl. Cauc. cr., II, 1, 27 (1911). Вид был собран в следующих пунктах: Нахичеванская АР, Бабекский р-н, около водохранилищ Аракс, Узуноба, Беюк-дюз, р. Нахичеванчай и р. Шорсучай 750—800 м над ур. м. 10 VI 1999; у с. Хок, Ханлыглар и р. Арпачай Шарурского р-на 14 VI 1999; окр. сел Джамалдын, Джуга и р. Алинджачай Джульфинского р-на 12 VI 1999 в каналах, засоленных грунтовыми водами, в старых озерах, прудах и арыках.

Руппия морская — настоящее гидрофильное растение, погруженное в воду. Растет совместно с *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch., *Potamogeton pectinatus* L., *P. natans* L., *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Butomus umbellatus* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud., *Cardamine uliginosa* Bieb., *Typha minuta* L., *Sparganium polyedrum* Aschers. et Graebn. и др. Местами образует чистые заросли Ruppieta maritimae.

Прежде род *Ruppia* L. относился к семейству рдестовые — *Potamogetonaceae* Dumort. (Гроссгейм, 1949; Флора..., 1950), а в настоящее время он выделяется в самостоятельное семейство — *Ruppiaceae* Hutch. (Тахтаджян, 1966; Черепанов, 1981). По данным А. Л. Тахтаджяна (1966), данный таксон примыкает к сем. *Potamogetonaceae* и является производным этого семейства.

Таким образом, род *Ruppia* L., вид *R. maritima* L. и сем. *Ruppiaceae* Hutch. выявлены нами впервые для флоры Нахичеванской АР.

Собранные нами гербарные образцы *Ruppia maritima* L. хранятся в гербарном фонде кафедры ботаники НГУ им. Ю. Г. Мамедалиева Нахичеванского регионального центра АН Азербайджанской Республики и идентичные экземпляры переданы также в гербарий Института ботаники АН Азербайджанской Республики (BAK).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.
Флора Азербайджана. Баку, 1950. Т. I. 369 с.
Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 610 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

SUMMARY

A family *Ruppiaceae*, new for Nakhychevan Autonomus Republic flora is recorded.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 630*164.4/7+58.084+582.475.2

© С. Н. Велисевич, Е. М. Амяго, В. Н. Воробьев

МЕТОДИКА РЕТРОСПЕКТИВНОГО ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ ЖЕНСКОГО И МУЖСКОГО «ЦВЕТЕНИЯ» *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*)

S. N. VELISEVICH, E. M. AMYAGO, V. N. VOROBJEV. A TECHNIQUE OF RETROSPECTIVE INVESTIGATION OF *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*) MALE AND FEMALE «FLOWERING» DYNAMICS

Филиал Института леса СО РАН
634021 Томск, пр. Академический, 2, тел. (3822) 258855
E-mail: velis@forest.tsc.ru
Поступила 10.04.2000

Известный для многих сосновых ретроспективный метод оценки активности женского и мужского «цветения» по следам от опавших генеративных органов оказался неприемлемым для представителей рода *Larix* ввиду специфики морфоструктуры их побегов и отсутствия методических указаний по идентификации «остатков» генеративных органов. В работе даны морфологические описания мужских и женских стробилов *Larix sibirica*, созревших и погибших на разных стадиях развития. Предложена методика ретроспективного изучения динамики репродуктивной активности *L. sibirica* на основе морфологических характеристик следов от созревших и абортивных генеративных органов и времени их формирования.
Ключевые слова: *Larix sibirica*, морфология стробилов, динамика репродуктивной активности.

Ретроспективный анализ последовательности заложения и количества различных типов метамеров на побеге является одним из основных при изучении вегетативного и генеративного развития деревьев. У представителей родов *Abies*, *Picea* и *Pinus* этот метод широко применяется для учета семеношения и анализа временной изменчивости женского и мужского «цветения» (Горчаковский, 1947, 1958; Корчагин, 1960; Venn, 1965; Некрасова, 1972; Воробьев, 1979; Воробьев, Горошкевич, 1989; Vorobjev et al., 1994). Однако он оказался неприемлемым для рода *Larix*, у которого генеративные органы расположены не на удлиненных побегах (ауксибластах), как у большинства хвойных, а на укороченных (брахибластах) различного возраста (Drooz, Meyer, 1955; Корчагин, 1960; Дылис, 1961; Шиятов, 1970). Брахибласты прекращают свое развитие и отмирают на следующий год после «цветения», в то время как побеги с вегетативными почками могут ежегодно, на протяжении многих лет, формировать хвою и сохранять способность к заложению репродуктивных структур. Эти различия легли в основу анатомо-морфологического метода учета семеношения лиственницы (Шиятов, 1970), согласно которому год заложения шишек устанавливается путем подсчета разницы в возрасте между живыми и погибшими брахибластами. При этом учитываются только зрелые шишки, которые после рассеивания семян длительное время сохраняются на ветвях.

Настоящая работа, продолжая цикл исследований временной изменчивости репродуктивной деятельности *Pinus sibirica* (Воробьев, 1979; Воробьев, Горошкевич, 1989; Vorobjev et al., 1994), посвящена разработке методики ретроспективного анализа динамики женского и мужского «цветения» у *Larix sibirica*. Анатомо-морфологический метод С. Г. Шиятова (1970) в принципе позволяет восстанавливать динамику заложения и созревания шишек, однако его возможности ограничены отсутствием описаний, по которым можно идентифицировать «следы» от шишек, погибших на разных стадиях развития. Кроме того, семенная продуктивность во

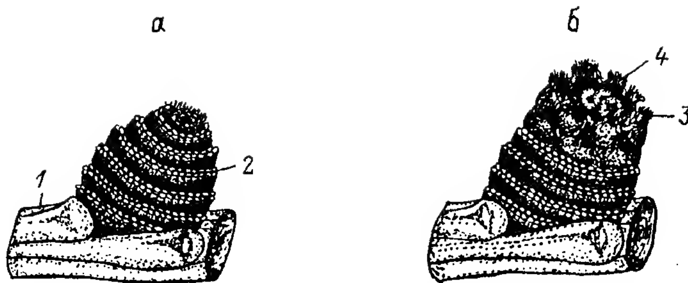


Рис. 1. Внешний вид погибшего укороченного побега (*а*) и комбинированного генеративного побега с сухим микростробилом (*б*).

1 — фрагмент удлиненного побега, *2* — годичный слой оснований опавшей хвои, *3* — почечные чешуи, *4* — микроспорофиллы.

многом зависит и от цикличности пыльцевой продукции, что обосновывает необходимость ее учета. До настоящего времени динамика мужского цветения у лиственницы устанавливалась лишь путем трудоемких стационарных наблюдений (Карпель, Медведева, 1977; Некрасова, 1983).

Элементарный структурной единицей кроны лиственницы является укороченный побег — брахибласт. Его меристема потенциально способна к формированию почек 3 типов: вегетативных, мужских (микроспорангиатных) и женских (макроспорангиатных) (Круклис, Милютин, 1977). При вегетативном типе морфогенеза формируются удлиненные ростовые и укороченные побеги. Возраст последних определяется по числу концентрически расположенных оснований опавшей хвои. Погибшие брахибласты отличаются от засохших микростробилов характерным углублением (от опавшей хвои) на верхушке последнего годичного прироста (рис. 1, *а*). Форма укороченных побегов зависит от величины радиального прироста материнской ветви. На толстых осевых ветвях основания брахибластов погружены в толщу ксилемы побега, поэтому видны лишь последние годичные приросты, имеющие форму конуса. В этих случаях точный возраст брахибласта можно определить лишь на поперечном срезе по числу приростов ксилемы материнского побега. У ветвей с незначительным радиальным приростом многолетние брахибласты имеют цилиндрическую форму и могут достигать в длину 1—1.5 см.

В результате ежегодного заложения в почках брахибластов удлиненных побегов формируется ветвь. В отдельные годы вместо ростовых побегов образуются брахибласты, после чего может возобновляться регулярное заложение ростовых побегов. Чем крупнее ветвь, тем реже в ее онтогенезе появляются укороченные побеги. Наоборот, у слаборастущих ветвей старших порядков ветвления ростовые побеги формируются гораздо реже, чем брахибласты.

Одним из проявлений нормального хода морфогенеза брахибластов является их способность к ветвлению. Менее распространен тип ветвления, при котором заложение дочернего брахибласта происходит в пазухе одной из многочисленных хвоинок материнского брахибласта. В типичном же случае меристемы брахибластов вместо листовых примордиев закладывают 2 и более зачатков дочерних брахибластов. Внешне это выглядит как скопление укороченных побегов, расположенных на одном материнском побеге. Дочерние укороченные побеги могут существовать длительное время, и их меристемы так же способны к формированию всех типов зачатков — вегетативных и генеративных. Следует отметить повышенную способность к ветвлению у некоторых высокогорных популяций лиственницы. При этом образуется 6—8 дочерних брахибластов, на которых в благоприятные годы одновременно закладываются женские и мужские шишки, что можно рассматривать как приспособление к существованию в неблагоприятных условиях.

Формирование комбинированных генеративных побегов представляет собой последовательное заложение серии брахибластов, которое завершается образованием

репродуктивной структуры, после чего весь побег засыхает. Способность к заложению генеративных органов меристемы брахибластов приобретают на 2-м году существования и могут сохранять на протяжении всего жизненного цикла. После его завершения засохший комбинированный побег остается прикрепленным к материнской ветви и в течение 10—15 лет по его внешнему виду можно определить тип погибшего органа.

Во время дифференциации мужских шишек не происходит закладки базальных листовых органов, как, например, у женских стробилов. Поэтому стебель микростробилов, на котором формируются микроспорофиллы, имеет короткое основание. Почечные чешуи после вылета пыльцы остаются раскрытыми (рис. 1, *б*), что является характерным признаком, позволяющим отличить микростробилы от погибших брахибластов. Кроме того, в основании мужской «шишки», между почечными чешуями, всегда остаются микроспорофиллы, которые делают ее мягкой на ощупь и позволяют отличить от абортивной женской «шишки».

Внепочечная фаза развития женских почек и подготовка к опылению у лиственницы происходит в первой половине мая (Круклис, Милютин, 1977), когда еще возможны заморозки. Это является одной из основных причин абортивности женских почек (Лащинский, 1962). У шишек, погибших в начальный период внепочечной фазы развития, когда происходит удлинение основания стебля и раскрывание почечных чешуй, хорошо заметна острая и твердая на ощупь верхушка — стебель макростробила (рис. 2, *а*). Основным отличительным признаком шишки, развитие которой было прервано во время подготовки к опылению, являются сморщенные бурые и не вполне сформированные кроющие чешуи на одревесневшем стебле (рис. 2, *б*). Шишка, погибшая в период опыления, имеет в основании хвою и полностью сформированные кроющие чешуи (рис. 2, *в*). Характерным признаком, заметным даже на ранних стадиях развития шишки, является изогнутость ее стебля. Как известно, репродуктивные структуры у лиственницы чаще закладываются на нижней стороне побегов (Longman et al., 1965; Круклис, Милютин, 1977; Owens, Molder, 1979), поэтому их стебли в процессе развития изгибаются, ориентируя шишку ортотропно. Это отличает разнообразные следы абортивных женских шишек от обломанных ростовых побегов, которые расположены перпендикулярно оси материнского побега.

Проведение реконструкции динамики женского и мужского цветения лиственницы требует определенных навыков. Прежде чем начинать подсчет генеративных органов, необходимо восстановить календарные годы роста всех последовательно расположенных побегов начиная с вершины ветви. Особое внимание следует обращать на возможные «перерывы» в развитии ветви (заложение вместо удлиненных побегов укороченных). После установления года роста каждого побега можно приступать к анализу их структуры. В качестве примера приведем схему реконструкции развития брахибластов на побеге 1992 г. роста (рис. 3). В год роста материнского побега брахибласты проходили эмбриональную фазу развития. Их видимый рост (появление хвои) начался в 1993 г. Предположим, анализ проводился в 1999 г. В этом случае живой брахибласт имел хвою текущего года и 6 колец от хвои, опавшей в предшествующие годы. Если расположенный на этом же побеге брахибласт без живой хвои имеет 5 колец, значит он закончил свое развитие в 1998 г. В 1995 г. отмечено мужское «цветение» и формирование женской шишки, которое прервалось на этапе раскрывания почечных чешуй. Еще одна шишка погибла в 1997 г. при подготовке к опылению. Так, в ходе последовательного анализа количества генеративных органов и года их формирования на каждом годичном побеге мы восстанавливаем динамику женского и мужского «цветения» всей ветви.

Реконструкция этого процесса на уровне всей кроны, т. е. подсчет генеративных органов на всех ветвях, довольно длителен и может использоваться при проведении специальных исследований. В большинстве же случаев целесообразен менее трудоемкий способ подсчета. Для этого крона делится на несколько отрезков (от 3 до 10, в зависимости от ее длины и структуры). В пределах каждого из них выбирают

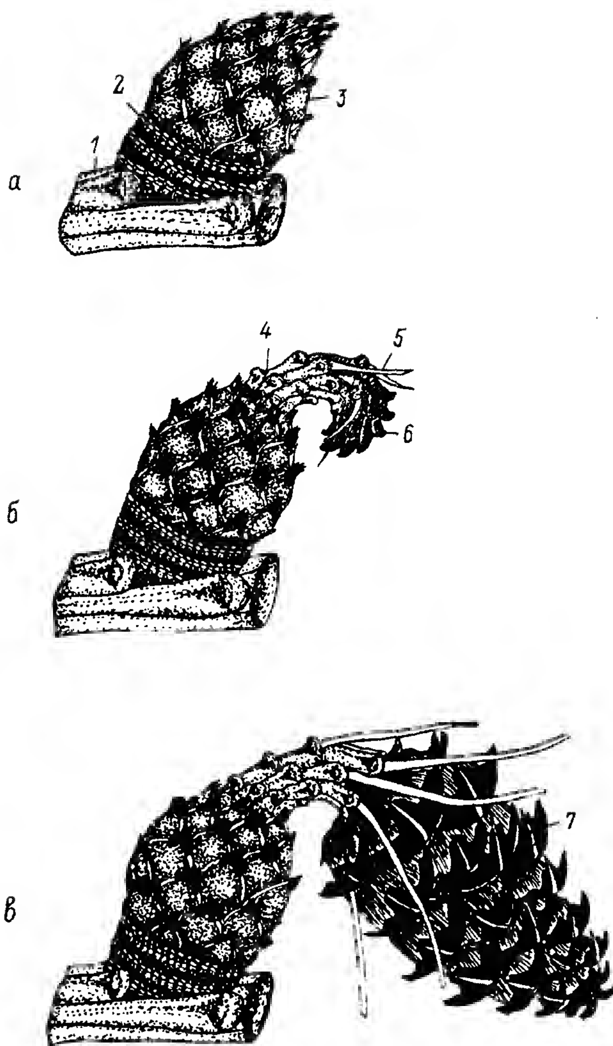


Рис. 2. Внешний вид комбинированного побега с женской шишкой, погибшей в период раскрывания почечных чешуй (*а*), подготовки к опылению (*б*) и опыления (*в*).

1 — фрагмент удлиненного побега, *2* — годичный слой оснований опавшей хвои, *3* — почечные чешуи, *4* — основание стебля шишки, *5* — хвоя в основании шишки, *6* — недоразвитые кроющие чешуи, *7* — кроющие чешуи.

среднюю по размеру модельную скелетную ветвь и подсчитывают количество ветвей («эквивалентов») в отрезке. У этой ветви ранее описанным способом восстанавливают динамику женского и мужского «цветения» на осях всех порядков ветвления. Полученные результаты умножают на число «эквивалентов», после чего суммируют данные по всем отрезкам кроны и получают общую характеристику ее генеративного развития. В качестве примера приводится график динамики заложения и созревания шишек у одного из модельных деревьев (рис. 4), полученный по предлагаемой методике. Как следует из представленного рисунка, самый плохой урожай был в 1993 г., несмотря на средний (по многолетней динамике) уровень заложения зачатков женских шишек в предшествующем 1992 г.

Предложенный ретроспективный метод учета женского и мужского «цветения» лиственницы сибирской, основанный на сочетании морфологической характеристики

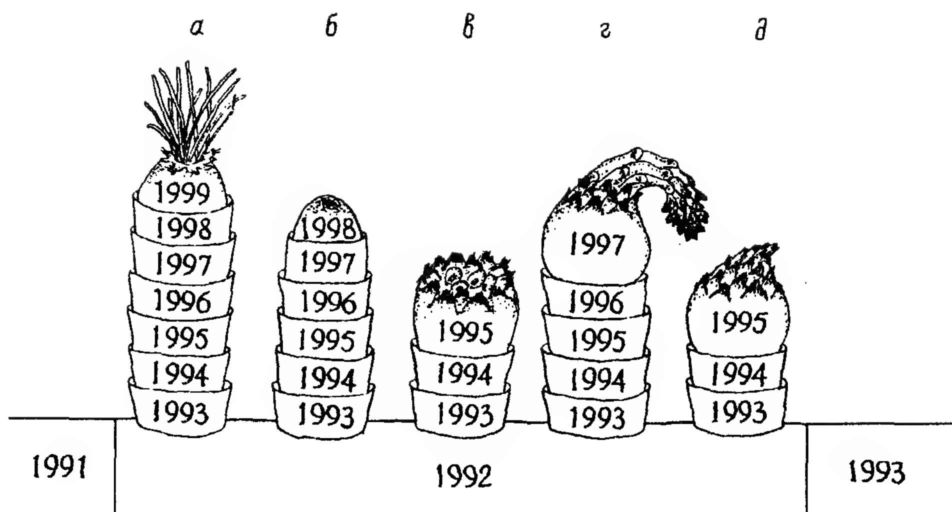


Рис. 3. Участок ветви с брахибластами: живым (*а*), сухим (*б*), с мужской шишкой (*в*), с женской шишкой (*г*, *д*).

Цифры означают годы.

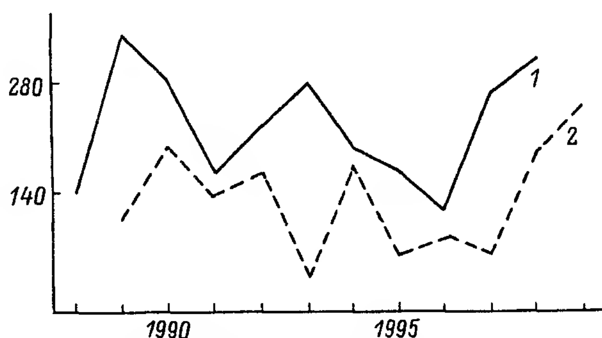


Рис. 4. Динамика заложения (*1*) и созревания (*2*) женских шишек в кроне лиственницы сибирской.

По оси абсцисс — годы, по оси ординат — количество шишек в кроне.

генеративных органов и определения их возраста, позволяет реконструировать динамику пыльцевой и семенной продуктивности лиственницы сибирской за 10—15 лет. Кроме того, этот метод открывает возможности для изучения структуры цикличности репродуктивной деятельности лиственницы и ее связи с погодными условиями и ростом деревьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев В. Н. Метод ретроспективного изучения динамики семеношения *Pinus sibirica* Du Tour // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 971—974.

Воробьев В. Н., Горошкевич С. Н. Методика ретроспективного изучения динамики мужского «цветения» *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 554—557.

Горчаковский П. Л. Новые возможности в изучении динамики плодоношения некоторых хвойных // Природа. 1947. № 2. С. 55—56.

Горчаковский П. Л. Новое в методике исследования динамики семеношения хвойных // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 10. С. 1445—1459.

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. М., 1961. 210 с.

Карпель Б. А., Медведева Н. С. Плодоношение лиственницы даурской в Якутии. Новосибирск, 1977. 119 с.

Корчагин А. А. Методы учета семеношения древесных пород и лесных сообществ. Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 41—133.

Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М., 1977. 212 с.

Лащинский Н. Н. Плодоношение лиственницы сибирской в условиях Центрального Алтая // Естественное возобновление хвойных Западной Сибири. Новосибирск, 1962. С. 36—47.

Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. 275 с.

Некрасов Т. П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск, 1983. 168 с.

Шиятов С. Г. Анатомо-морфологический метод определения семеношения лиственницы за прошлые годы // Лесоведение. 1970. № 1. С. 52—58.

Drooz A. T., Meyer D. Determination of the age of tamarack twigs and an indification of aborted elongation // J. Forestry. 1955. Vol. 53. N 6. P. 512—520.

Longman K. A., Nasr T. A. A., Warring P. F. Gravimorphism in trees. 4. The effect of gravity on flowering // Ann. Bot. 1965. Vol. 29. P. 459—473.

Owens J. K., Molder M. Bud developmeny in *Larix occidentalis*. II. Cone differentiation and early development // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. P. 1557—1572.

Venn K. Nodal diaphragms in *Picea abies* (L.). Karst and other conifers // Reports Norw. Forest Res. Inst. Vollbekk. 1965. Bd 20. H. 2. S. 216—225.

Vorobjev V. N., Goroshkevich S. N., Savchuk D. A. New trend in dendrochronology: 2. Method of retrospective study of seminiference dynamics in *Pinaceae* // Proc.-Intern. workshop on Subalpine Stone Pines and their environment: the status of our knowledge; 1992 September 5—11; St. Moritz, Switzerland. Ogden, 1994. P. 201—204.

SUMMARY

A technique of retrospective investigations of male and female «flowering» dynamic, that uses scars of generative organs scars is known for most *Pinaceae*. However it was found to be unacceptable for genus *Larix* because of the specific shoot morphology and the lack of methods of the identification of the generative organ «traces». Morphological description of male and female *Larix sibirica* strobili, that matured and lost during their development is presented. A technique of retrospective investigations of *Larix sibirica* «flowering» dynamics based on morphological description of traces of mature or aborted generative organs and the time of organ formation is proposed.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35

© Е. Н. Муратова, О. С. Владимирова, Т. С. Седельникова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

E. N. MURATOVA, O. S. VLADIMIROVA, T. S. SEDELNIKOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME GYMNOSPERMS

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск
Поступила 14.06.2000

Приведены числа хромосом представителей семейств *Ephedraceae* и *Pinaceae*.
Ключевые слова: числа хромосом, *Ephedraceae*, *Pinaceae*.

Ephedraceae

Ephedra distachya L., 2n = 28. Франция, окр. г. Нант, 1985 г., сборы сотрудников ботанического сада.

Pinaceae

[1] **Abies semenovii* B. Fedtsch., 2n = 24. Талды-Курганская обл., Талды-Курганский лесхоз, 1994 г., сборы лесхоза.

A. sibirica Ledeb., 2n = 24. Томская обл., окр. пос. 86-й квартал, болото евтрофного типа; там же, суходол, 1999 г., Ефремов.

Picea abies (L.) Karst., 2n = 24. Белоруссия, окр. пос. Городок, 1998 г., экспедиция Института леса НАН Белоруссии.

P. ajanensis (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., 2n = 24. Курилы, о-в Шикотан, бухта Крабовая, 1999 г., Журавлев.

P. ×*fennica* (Regel) Kom. 2n = 24. Удмуртия, Ижевский лесхоз, Сарапульское лесничество, 1999 г., сборы лесхоза.

P. glehnii (Fr. Schmidt) Mast., 2n = 24; 24 + 1 – 5B. Япония, Хоккайдо, окр. г. Саппоро, 1995 г., Мацуура.

P. obovata Ledeb., 2n = 24; 24 + 1B; миксоплоиды (2n = 24, 36, 48). Томская обл., окр. пос. 86-й квартал, болото евтрофного типа; там же, болотная согра; там же, суходол, 1998 г., Ефремов; 2n = 24. Красноярский край, Больше-Муртинский лесхоз, Мостовское лесничество, 1999 г., сборы лесхоза; 2n = 24; 24 + 1B; 24 + 2B. Красноярский край, Козульский лесхоз, Курбатовское лесничество, 1999 г., сборы лесхоза; 2n = 24; 24 + 1B. Красноярский край, Тюхтетский лесхоз, Тюхтетское лесничество, 1999 г., сборы лесхоза.

P. obovata f. *densifolia* Lucznik, 2n = 24; 24 + 1B; 24 + 2B; г. Красноярск, дендрарий Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1998 г., Владимирова.

P. obovata f. *lucifera* Lucznik, 2n = 24; 24 + 1B; г. Красноярск, дендрарий Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1998 г., Владимирова.

[1] Число хромосом, определенное впервые, обозначено значком *.

P. obovata f. *lutescens* Lucznik, 2n = 24 + 1B; 24 + 2B; г. Красноярск, дендрарий Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1998 г., Владимирова.

P. obovata f. *pendula* Lucznik, 2n = 24; г. Красноярск, дендрарий Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1998 г., Владимирова.

P. obovata f. *seminskiensis* Lucznik, 2n = 24; 24 + 1B; г. Красноярск, дендрарий Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1998 г., Владимирова.

P. schrenkiana Fisch. et Mey. 2n = 24; 24 + 1B; Тянь-Шань, Восточная часть Кунгей Ала-Тау, урочище Кульбастау; миксоплоиды (2n = 24, 48). Там же, деревья с «ведьминой метлой», 1996 г., Коробко; Тянь-Шань, Терскей Ала-Тау, Каракольский лесхоз, 1999 г., сборы лесхоза.

Pinus sylvestris L., 2n = 24. Красноярский край, г. Иланский, Иланский лесхоз, Иланское лесничество, 1996 г., сборы лесхоза; Красноярский край, окр. г. Железногорск, 1998 г., Шишикин; 2n = 24; миксоплоиды (2n = 24, 36, 48). Волгоградская обл., окр. г. Калач-на-Дону, искусственные насаждения, 1996 г., Седельникова; деревья с «ведьминой метлой», Томская обл., окр. пос. 86-й квартал, олиготрофное болото, 1997 г., Ефремов.

Образцы хранятся в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

SUMMARY

Chromosome numbers of one *Ephedra* species, two *Abies* species, six *Picea* species and one *Pinus* species are given.

УДК 576.316.7 : 582 (476) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© М. А. Джус,[1] С. А. Дмитриева[2]

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ВИДОВ РОДА *VERONICA* (*SCROPHULARIACEAE*) В БЕЛОРУССИИ

M. A. DZHUS, S. A. DMITRIEVA. CHROMOSOME NUMBERS IN THE SPECIES OF THE GENUS *VERONICA* (*SCROPHULARIACEAE*) FROM BYELORUSSIA

[1] Белорусский государственный университет
220050 Минск, пр. Ф. Скорины, 4
E-mail: dzhus@bio.bsu.unibel.by
[2] Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН РБ
220733 Минск, ул. Академическая, 27
E-mail: flora@biobel.bas-net.by

Поступила 28.04.2000

Приведены числа хромосом для 27 видов рода *Veronica* во флоре Белоруссии.

Ключевые слова: числа хромосом, Белоруссия, *Veronica*, *Scrophulariaceae*.

Veronica agrestis L., 2n = 28. Витебская обл.: Шарковщинский р-н, д. Ольховцы, 1997, № 1517c, Джус М., MSKU; г. Витебск, 1999, № 1252, Джус, MSKU. Гродненская обл., г. Гродно: с.-х. институт, 1998, Милоста Г., MSKU; у комбината стройматериалов, 1999, № 1028, Джус, MSKU. Минская обл., г. Минск, 1999, № 1814, Джус, MSKU. Могилевская обл., Мстиславльский р-н, окр. д. Печковка, 1997, № 1423, Джус, MSKU.

V. anagallis-aquatica L., 2n = 36. Брестская обл.: г. Пинск, 1998, № 2767, Джус, MSKU; Барановичский р-н, окр. д. Тартаки (~1 км к З), 1984, № 953, Дмитриева С., MSK; Столинский р-н, окр. д. Белоуша, 1986, № 1020, Дмитриева, MSK; окр. д. Лисовичи, 1992, № 2215, Дмитриева, MSK. Витебская обл., Витебский р-н, окр. д. Орехово (~1.3 км к ЮЗЗ), 1999, № 1231, Джус, MSKU. Гомельская обл., г. Светлогорск, 1995, № 744b, Джус, MSKU. Гродненская обл.: окр. г. Гродно, 1998, № 2420, Джус, MSKU; окр. ж.-д. ст. Ошмяны, 1997, № 1374a, Джус, MSKU; Гродненский р-н, окр. д. Островок, 1999, № 1091, Джус, MSKU; Сморгонский р-н, окр. ж.-д. ст. Солы, 1999, № 1848, Джус, MSKU. Минская обл.: Минский р-н, окр. д. Ельница,

1999, № 1984, Джус, MSKU; Логойский р-н, окр. г. п. Плещеницы (~4 км к ЮВВ), 1997, 1224f, Джус, MSKU; 2 км к В от г. п. Логойск, 1979, № 15, Дмитриева, Козловская Н., MSK. Могилевская обл., г. Мстиславль, 1997, № 1416c, Джус, MSKU. 2n ~ 36. Брестская обл., Малоритский р-н, 1 км к СВ от д. Пожежин, 1990, № 1872, Дмитриева, Скуратович А., MSK.

V. arvensis L., 2n = 16. Брестская обл., Березовский р-н, окр. д. Песчанка, 1997, № 1025b, Джус, MSKU. Витебская обл.: Лепельский р-н, д. Домжерицы, 1987, № 1140, Дмитриева, MSK; Шарковщинский р-н, окр. д. Якубово, 1997, № 1072c, Джус, MSKU. Минская обл.: окр. г. Березино, 1978, Статкевич В., № 416, MSKU; Пуховичский р-н, окр. ж.-д. ст. Талька, 1997, № 1084, Джус, MSKU. Могилевская обл., Мстиславльский р-н, окр. д. Нов. Вихряны, 1997, № 1429, Джус, MSKU.

V. beccabunga L., 2n = 18. Брестская обл.: Барановичский р-н, 2 км к Ю от д. Колбовичи, 1997, № 2622, Дмитриева, MSK; Пружанский р-н: окр. д. Белый Лесок, 1999, № 358a, Джус, MSKU; между д. Кивачино и д. Криница, 1999, № 1673, Джус, MSKU. Витебская обл.: Витебский р-н, окр. д. Зуи (~1 км к СВ), 1997, № 1454c, Джус, MSKU; Браславский р-н, окр. д. Деликаторы (~3.5 км к ССЗ), 1999, № 1326, Джус, MSKU; Лепельский р-н, 2 км к ЮЗ от д. Домжерицы, 1987, № 1247, Дмитриева, Игнатенко В., MSK. Гродненская обл., 1 км к Ю от Ошмян, 1985, № 529, Дмитриева, MSK. Минская обл.: Логойский р-н, окр. г. п. Плещеницы (~4 км к ЮВВ), 1997, 1224h, Джус, MSKU; Мядельский р-н, 1978, № 414, Статкевич, MSKU; Минский р-н, 1 км к С от д. Жуковка, 1986, № 327, Дмитриева, MSK.

V. catenata Penn., 2n = 36. Гомельская обл.: Мозырский р-н, окр. д. Новики (~1 км к СВ), 1999, № 1512, Джус, MSKU; Житковичский р-н: окр. г. п. Туров, 1997, № 990, Джус, MSKU; окр. д. Вересница (~3 км к ССВ), 1999, № 1458, Джус, MSKU; окр. д. Хочень, 1999, № 1436, Джус, MSKU. Гродненская обл., Гродненский р-н, окр. д. Островок, 1999, № 1092, Джус, MSKU.

V. chamaedrys L., 2n = 32. Брестская обл., граница Брестского и Малоритского районов, окр. ж.-д. о. п. Боровая (~500 м к С), 1997, № 1594c, Джус, Вахний Н., MSKU. Витебская обл.: Городокский р-н, между ж.-д. ст. Городок и ж.-д. ст. Прудок, 1997, № 1461, Джус, MSKU; Браславский р-н, окр. д. Деликаторы, 1999, № 1348, Джус, MSKU. Гомельская обл., г. Светлогорск, 1997. Джус, MSKU. Гродненская обл., Свислочский р-н, окр. хут. Ощеп, 1999, № 896, Джус, MSKU. Минская обл.: Пуховичский р-н, окр. ж.-д. ст. Талька (~1.4 км к ЮВ), 1997, № 1086, Джус, MSKU; Столбцовский р-н, окр. д. Нов. Свержень, 1999, № 1290, Джус, MSKU.

V. dillenii Crantz, 2n = 16. Брестская обл.: Брестский р-н, окр. д. Скоки, 1997, № 1579, Джус, MSKU; Березовский р-н, окр. д. Песчанка, 1997, № 1025a, Джус, MSKU; Пружанский р-н, между д. Кивачино и д. Криница, 1999, № 1664a, Джус, MSKU. Гомельская обл.: Житковичский р-н, окр. д. Боровая, 1997, № 1007, Джус, MSKU; Светлогорский р-н, г. п. Паричи, 1998, № 104, Дубовик Д., MSK. Гродненская обл., г. Гродно, 1998, № 1360, Джус, MSKU. Минская обл.: Мядельский р-н, окр. д. Черевки (~0.7 км к С), 1998, № 2461, Джус, MSKU; Пуховичский р-н, окр. д. Теребуты (~0.3 км к В), 1997, № 1092, Джус, MSKU.

V. filiformis Smith, 2n = 14. Минская обл., г. Минск, 1999, № 1813, Джус, MSKU.

V. heureca (M. A. Fischer) Tzvel., 2n = 18. Могилевская обл., г. Мстиславль, 1997, № 1416c, Джус, MSKU.

V. incana L., 2n = 68. Брестская обл., Барановичский р-н, окр. д. Юшковичи (~ 2.3 км к ССЗ), 1999, № 1928, Джус, MSKU.

V. longifolia L., 2n = 68. Витебская обл.: Витебский р-н, окр. д. Орехово (~1.3 км к ЮЗЗ), 1999, № 1234, Джус, MSKU; Россонский р-н, окр. д. Великое Болото, 1986, Симонович, № 653, MSK. Гомельская обл.: Брагинский р-н, окр. д. Нижние Жары, 1997, № 2014, Джус, MSKU; Житковичский р-н, окр. д. Запесочье (~3 км к ССЗ), 1999, № 1450, Джус, MSKU. Минская обл.: Столбцовский р-н, окр. д. Каролино, 1999, № 1295, Джус, MSKU; Вилейский р-н, 1 км к В от г. Вилейки, 1985, № 300, Дмитриева, MSK. 2n ~ 70. Гомельская обл., Лоевский р-н, 3 км к Ю от д. Бывальки, 1993, № 2454, Дмитриева, MSK. 2*n* = 34. Брестская обл., Пружанский р-н, ГНП «Беловежская Пуща», кв. 559Б, 1999, № 1699a, Джус, MSKU. Минская обл., Минский р-н, окр. пл. «Стайки», 1999, № 1905, Джус, MSKU.

V. officinalis L., 2n = 36. Брестская обл.: г. Брест, 1997, Джус, MSKU; Березовский р-н, окр. д. Бронная Гора (~5 км к В), 1997, № 1037d, Джус, MSKU. Витебская обл., Лепельский р-н, окр. д. Домжерицы, 1979, № 9, Дмитриева, MSK. Гомельская обл.: Светлогорский р-н, окр. г. Светлогорск (~4 км к ЮВ), 1997, № 1130b, Джус, MSKU; Житковичский р-н, окр. г. п. Туров (~3.5 км к Ю), 1999, № 1549, Джус, MSKU; Чечерский р-н, 2 км к ЮВ от д. Светиловичи, 1997,

№ 2938, Дмитриева, MSK; Ветковский р-н, окр. д. Бартоломеевка, 1997, № 2936а, Дмитриева, MSK. Минская обл.: Логойский р-н, окр. г. п. Плещеницы (~4 км к ЮВ), 1997, Джус, MSKU; Смолевичский р-н, 4 км к Ю от д. Пекалин, 1980, № 5, Козловская, Кудряшева М., Дмитриева, MSK; Мядельский р-н, окр. д. Малая Сермеж, 1997, № 2984, Дмитриева, MSK. Могилевская обл., Мстиславльский р-н, окр. д. Печковка, 1997, № 1402t, Джус, MSKU.

V. opaca Fries, 2n = 28. Витебская обл.: Шарковщинский р-н, д. Ольховцы, 1997, № 1517е, Джус, MSKU; Городокский р-н, окр. д. Вархи (~1.3 км к Ю), 1993, № 442, Скуратович, MSK, MSKU. Гомельская обл., Житковичский р-н, окр. г. п. Туров (~3.5 км к Ю), 1999, № 1544, Джус, MSKU. Гродненская обл., Волковыский р-н, окр. ж.-д. ст. Рось (~2 км к ЮЮВ), 1998, № 2496, Джус, MSKU. Минская обл., Столбцовский р-н, окр. ж.-д. ст. Столбцы, 1997, № 979, Джус, MSKU.

V. persica Poir., 2n = 28. Витебская обл., ЮЗ окраина г. п. Шарковщина, 1997, № 1517n, Джус, MSKU. Гродненская обл., Гродненский р-н: окр. д. Островок, 1999, № 968, Джус, MSKU; г. Гродно: площадь Ленина, 1998, № 1013, Джус, MSKU; у райбольницы, 1999, № 989, Джус, MSKU. Минская обл., Дзержинский р-н, ж.-д. ст. Койданово, 1998, № 2810, Джус, MSKU. Могилевская обл., окр. д. Печковка, 1997, № 1423а, Джус, MSKU.

V. polita Fries, 2n = 14. Брестская обл., г. Брест, 1997, № 898, Джус, MSKU. Гомельская обл., Житковичский р-н, г. п. Туров, 1999, № 1386, Джус, MSKU.

V. poljensis Murb., 2n = 18. Брестская обл.: г. Пинск, 1998, № 2768, Джус, MSKU; Столинский р-н, окр. ж.-д. ст. Припять, 1998, № 2630, Джус, MSKU. Гомельская обл., Житковичский р-н, окр. д. Вересница (~3 км к ССВ), 1999, № 1460, Джус, MSKU.

V. prostrata L., 2n = 16. Гродненская обл., г. Гродно, 1999, № 987, Джус, MSKU.

V. pseudorchidea (Pacz.) Klok., 2n = 68. Гомельская обл., окр. г. Светлогорска, 1998, № 2836, Джус, MSKU.

V. scutellata L., 2n = 18. Брестская обл.: Дрогичинский р-н, окр. д. Кокорица, 1997, № 1171а, Джус, MSKU; Пружанский р-н, г. п. Шерешево, 1999, № 1723, Джус, MSKU. Витебская обл., окр. ж.-д. ст. Миоры, 1997, № 1500с, Джус, MSKU. Гомельская обл.: Брагинский р-н, 14 км от г. п. Комарин ниже по течению р. Днепр, 1997, № 1524h, Джус, MSKU; Житковичский р-н, окр. д. Запесочье (~3 км к ССЗ), 1999, № 1452, Джус, MSKU. Гродненская обл., г. Мосты, 1999, № 1125, Джус, MSKU. Минская обл.: Минский р-н, окр. д. Щемыслица (~1.5 км к З), 1995, № 757, Джус, MSKU; Логойский р-н, окр. г. п. Плещеницы (~4 км к ЮВВ), 1997, 1224g, Джус, MSKU.

V. serpyllifolia L., 2n = 14. Брестская обл., Пружанский р-н: окр. д. Борки, 1999, № 949b, Джус, MSKU; окр. д. Мыльниск (~1 км к Ю), 1999, № 809а, Джус, MSKU. Витебская обл., окр. г. п. Шарковщина, 1997, № 1995, Джус, MSKU. Гомельская обл.: Житковичский р-н, пос. Туров, 1999, № 1402, Джус, MSKU; Светлогорский р-н, окр. пос. Жердь (~1.5 км к В), 1997, Джус, Лавриченок С., MSKU; Брагинский р-н, ~14 км от пос. Комарин ниже по течению р. Днепр, 1997, № 1524d, Джус, MSKU. Гродненская обл., Ивьевский р-н, 4 км к З от д. Морино, 1985, № 57, Семеренко Л., Дмитриева, MSK. Минская обл.: Минский р-н, окр. ж.-д. ст. Помыслище, 1999, № 1161а, Джус, MSKU; Воложинский р-н, окр. д. Калдыки (~0.3 км к СЗ), 1999, № 201, Джус, MSKU; Столбцовский р-н, окр. д. Жуков Борок, 1999, № 1829, Джус, MSKU. Могилевская обл., окр. г. Мстиславль, 1997, № 1402с, Джус, MSKU.

V. spicata L., 2n = 68. Брестская обл., на границе Пружанского и Кобринского районов, окр. ж.-д. ст. Лясы, 1999, № 130, Джус, MSKU. Гомельская обл., Светлогорский р-н, окр. г. Светлогорск, 1998, № 2634, Джус, MSKU. Гродненская обл.: Ошмянский р-н, окр. д. Лустишки, 1999, № 1891, Джус, MSKU; Сморгонский р-н, окр. д. Крапивно (~0.3 км к ЮЗ), 1999, № 1856, Джус, MSKU. Минская обл., Минский р-н, окр. д. Прилучки, 1999, № 1794, Джус, MSKU.

V. sublobata M. A. Fischer, 2n = 36. Брестская обл.: Каменецкий р-н, СВ окраина д. Каменюки, 1999, № 68, Джус, MSKU; Брестский р-н: окр. д. Боярская Котельня, 1997, № 852, Джус, MSKU; окр. ж.-д. о. п. Липинки, 1999, № 80а, Джус, MSKU; г. Брест: Брестская крепость, 1997, № 899, Джус, MSKU; ул. Московская, у д. 346, 1997, № 914, Джус, MSKU. Гомельская обл., Мозырский р-н, д. Скрыгалов, 1998, № 1109, Джус, MSKU. Гродненская обл., г. Гродно: у церкви Коложа, 1995, № 3870, Третьяков Д., MSK, MSKU; Новый замок, 1999, № 28, Джус, MSKU.

V. teucrium L., 2n = 64. Витебская обл.: Шарковщинский р-н, окр. д. Великое Село (~1.7 км к ЮВ), 1995, № 617, Джус, MSKU; Витебский р-н, окр. д. Орехово (~2 км к ЮЗЗ), 1999,

№ 1235, Джус, Шимко И., MSKU; Верхнедвинский р-н, берег острова на Освейском озере, 1986, № 620, Дмитриева, MSK. Гомельская обл., окр. г. п. Лоев, 1998, № 2680, Джус, MSKU. Минская обл., Минский р-н, окр. д. Городище, 1999, № 1779, Джус, MSKU. 2n ~ 64. Минская обл., Смолевичекий р-н, окр. д. Искра, 1994, Дмитриева, № 2598, MSK.

V. triphyllos L., 2n = 14. Брестская обл.: окр. г. Каменец, 1999, № 77, Джус, MSKU; Брестекий р-н: окр. д. Збунин (~1 км к З), 1999, № 6415, Третьяков, MSK, MSKU; окр. г. Бреста, 1997, № 831а, Джус, MSKU. Гродненская обл., г. Гродно, 1998, № 1387, Джус, MSKU.

V. verna L., 2n = 16. Брестская обл.: Брестский р-н, окр. ж.-д. о. п. Прибужье, 1997, № 1578, Джус, MSKU; Лунинецкий р-н, окр. раб. п. Микашевичи (~3.5 км к ССЗ), 1997, № 988, Джус, MSKU. Гомельская обл., Житковичский р-н, окр. г. п. Туров, 1997, № 991, Джус, MSKU. Гродненская обл., Ошмянский р-н, окр. ж.-д. ст. Ошмяны, 1997, № 1376, Джус, MSKU. Минская обл., Столбцовский р-н, окр. ж.-д. ст. Столбцы, 1997, № 984р, Джус, MSKU.

V. vindobonensis (M. A. Fischer) M. A. Fischer, 2n = 16. Брестская обл., Брестский р-н, окр. д. Скоки, 1997, № 1640а, Джус, MSKU. Гродненская обл., Гродненский р-н: окр. г. Гродно, 1999, № 991, Джус, MSKU; окр. д. Островок, 1999, № 1074, Джус, MSKU.

V. xalapensis H. B. K., 2n = 52. Гомельская обл., Житковичский р-н, окр. г. п. Туров, 1997, № 989а, Джус, MSKU.

SUMMARY

Chromosome numbers of 27 species of the genus *Veronica* (*Scrophulariaceae*) from Belorussia are given.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 502.7(470)

© В. Г. Сергиенко

Красная книга Архангельской области. Редкие и охраняемые виды растений и животных / Под ред. В. А. Андреева. Архангельск, 1995. 330 с.

V. G. SERGIENKO. (*A REVIEW*). THE RED DATA BOOK OF ARKHANGELSK REGION. RARE AND PROTECTED SPECIES OF PLANTS AND ANIMALS. 1995

Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства
Поступила 06.03.2000

Коллектив архангелогородских авторов выпустил в свет Красную книгу Архангельской области, в которой приведено 11 видов грибов, по 2 вида лишайников и мхов, 51 вид беспозвоночных, 70 видов позвоночных животных и 216 видов высших растений. Выходу книги предшествовала многолетняя работа ботаников С.-Петербургского (Ленинградского) госуниверситета и Института биологии Коми филиала АН СССР, которые в предшествующие десятилетия внесли большой вклад в изучение флоры области и распространение редких и реликтовых видов.

Раздел «Высшие растения» подготовлен О. Н. Мироненко. Виды растений разбиты на 3 группы: 1) виды, охраняемые на территории страны; 2) виды, нуждающиеся в охране по международному соглашению; 3) виды, нуждающиеся в охране на территории области. Последняя группа разделена на 3 подгруппы по упрощенному признаку зональной принадлежности: 1) виды, свойственные большей частью тундровой зоне; 2) виды, связанные с южными для области растительными зонами; 3) виды, типичные для северной и средней подзон тайги. Отнесение видов к подгруппам (особенно ко 2-й и 3-й) весьма условно. Во введении к книге отмечено, что материалы подготовлены с учетом территории Ненецкого автономного округа, но в разделе редкие и охраняемые виды растений приведены только по лесной части области.

За основу взят список растений, составленный В. М. Шмидтом и Е. В. Симачевой (1984), из которого заимствовано 179 видов. К ним добавлены 34 вида из списка О. Н. Мироненко (1991). Внутри групп и подгрупп виды приведены в том же порядке, что и во «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1974—1977). Для каждого вида указаны русские и латинские названия, геоэлементы (амфиатлантический, арктоальпийский, бореальный и др.), дана краткая характеристика биологических особенностей, отмечена экологическая приуроченность, указаны местонахождения, приведены лимитирующие факторы (рубка леса, сбор на букеты, разработка карьеров и др.). В книге даны рекомендации и указаны меры по охране на охраняемых природных территориях (Пинежский госзаповедник, Кенозерский национальный парк и заказники: Двинский, Кулойский, Соянский, Усть-Четлаский и др.). Для ряда видов предложено организовать микрозаказники в местах с наибольшим их скоплением.

В 1-ю группу видов, подлежащих общегосударственной охране (Красная..., 1984; Красная..., 1988), включены 14 видов — *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray, *Isoëtes lacustris* L., *I. echinospora* Durieu, *Carex livida* (Wahlenb.) Wild., *Cypripedium calceolus*

L., *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw., *Orchis militaris* L., *Dactylorhiza russowii* (Klinge) Holub, *D. baltica* (Klinge) Orlova, *D. traunsteineri* (Saut.) Soó, *Gypsophila uralensis* Fisch. subsp. *pinegensis* (Perf.) R. Kam., *Lobelia dortmanna* L., *Arnica alpina* (L.) Olin. Из региональных списков редких и исчезающих видов севера европейской части и арктических районов России (Редкие..., 1981) внесено 13 растений. К ним относятся *Iris sibirica* L., *Paeonia anomala* L., *Conioselinum boreale* Schischk., *Gentianopsis detonsa* (Rottb.) Ma, *Pinguicula alpina* L., *Erigeron borealis* (Vierh.) Simm., *Viola mauritii* Tepl. и др. Сюда следовало бы включить и виды, которые по непонятным причинам приведены в 3-й группе — *Botrychium lanceolatum* (S. F. Gmel.) Angstr., *Gentiana arctica* Grossh., *Lomatogonium rotatum* (L.) Fries ex Fern.

Во 2-й группе приведено 18 видов из сем. *Orchidaceae*, нуждающихся в охране по международному соглашению и не вошедших в 1-ю группу. Среди них, на наш взгляд, присутствуют виды, широко распространенные в области и не требующие охраны — *Listera ovata* (L.) R. Br., *Epipactis atrorubens* (Hoffm. et Bernh.) Bess.

К 3-й группе отнесено 168 видов. Многие из них находятся в области в краевых частях ареала или даже изолированно в отрыве от основного ареала. Здесь проходит северная граница распространения древесных растений, предложенных для охраны: *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall., *U. glabra* Huds., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *Abies sibirica* Ledeb. Сохранение сообществ этих растений на крайних пределах распространения с комплексами южных видов (неморальные, лесостепные, подтаежные) имеет большое научное и природоохранное значение. В книгу включены редкие виды, которые находятся в южных районах Архангельской обл. на северном пределе ареала и в Вологодской обл. принадлежат к охраняемым: *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Ulmus laevis*, *U. glabra*, *Ajuga reptans* L., *Tilia cordata*, *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Pulmonaria obscura* Dum., *Astragalus arenarius* L. и др. Они относятся к неморальному флористическому комплексу, остатки которого сохранились здесь с климатического оптимума голоцена. Очень редкими для области являются: скальный южноборовой вид *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel., скальный бореальный — *Asplenium viride* Huds., бореально-неморальный — *Lathyrus tuberosus* L., горно-степной — *Aster alpinus* L., находящиеся в отрыве от ареала. Часть видов относится к лесостепному комплексу, который существовал на севере Европейской России в позднем плейстоцене (например, *Dracocephalum ruyschiana* L., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Küntze).

Виды арктического (в широком понимании) флористического комплекса в качестве объектов для охраны представляют несомненный интерес. Они заходят в таежные районы области на специфические местообитания и имеют южные пределы расселения или встречаются изолированно — *Thalictrum alpinum* L., *Saxifraga aizoides* L., *S. nivalis* L., *Cardaminopsis petraea* (L.) Hitt., *Lychnis sibirica* L. subsp. *samojedorum* Sambuk, *Arnica alpina*, а также гипоарктический вид *Comastoma tenellum* (Rottb.) Tojokuni и др. На краю ареала их популяции находятся под угрозой вымирания.

Редкие бореальные и предлагаемые для охраны виды флоры с сибирскими связями (*Anemonoides altaica* (C. A. Mey.) Holub, *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Pedicularis sibirica* Vved. subsp. *uralensis* (Vved.) Ivanina, *Larix sibirica*, *Carex obtusata* Liljebl., *Adonis sibirica* Patrin ex Ledeb., *Pleurospermum uralense* Hoffm. и др.) находятся на западной границе расселения. Наоборот, западные для области редкие виды образуют восточные границы (*Carex salina* Wahlenb., *Glaux maritima* L., *Atriplex nudicaulis* Bogusl., *Zannichellia pedunculata* Reichenb., *Blysmus rufus* (Huds.) Link, *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel., *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray и др.). Большинство из них является прибрежноводными растениями или галофитами, приуроченными к морскому побережью Белого моря.

К редким растениям, подлежащим особой охране на территории области, отнесены эндемики, реликты, интенсивно истребляемые человеком в лекарственных, декоративных и других целях, или исчезающие виды в связи с разрушением мест их обитания. В книгу внесены эндемичные растения (*Agrostis korczaginii* Senjan.-Korcz.,

Helianthemum pinegense Juz. et Tzvel., *Gypsophila uralensis* subsp. *pinegensis*, *Lotus dvinensis* Min. et Ulle, *Gentiana arctica*, *Crepis nigrescens* Pohle, *Taraxacum perfiljevii* Orlova), которые нуждаются в охране. К реликтовым видам, предлагаемым для охраны в регионе, относятся *Ficaria verna* Huds., *Primula veris* L., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton и др. Среди декоративных растений требуют охраны *Paeonia anomala*, *Iris sibirica*, *Cypripedium calceolus*, *Nymphaea candida* J. Presl, *Adonis sibirica*. Лекарственные — *Convallaria majalis* L., *Valeriana officinalis* L., *Chelidonium majus* L., *Rhodiola rosea* L. — также нуждаются в сохранении.

Составление Красной книги — первый опыт в регионе, поэтому в ней есть неточности и упущения. Структура книги требует другого подхода. Списки охраняемых и редких растений, как отмечено в книге, имеют предварительный характер, категории статуса состояния популяций для приводимых растений не определены. Недостатком книги являются также неточности в цитировании авторов видов. Книга изобилует расхождениями и опечатками. В книге и в указателе приведено 213 видов, а не 217, как сказано во введении. Для некоторых видов приведен неверный перевод латинских названий (например, шильник водяной и др.). Латинские названия видов не выверены по С. К. Черепанову (1981), несмотря на то что во вводной части об этом сказано. Ряд приведенных названий видов являются синонимами приоритетных названий. Есть противоречия в характеристике распространения видов. Например, для *Conioselium boreale* указано: «На территории „Флоры" единично. В области изредка встречается на Соловках и Зимнем берегу Двинского залива, а также в бассейнах Сотки, Полты, Кёлды, окрестностей Пинеги» (с. 40).

На цветных изображениях 28 охраняемых видов, приводимых в книге, трудно различимы *Ficaria verna*, *Gentiana cruciata* L., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Succisa pratensis* Moench из-за неудачно подобранного цвета. В целом книга заслуживает лучшего полиграфического оформления.

В качестве пожелания можно высказать следующее. По нашему мнению, в книгу необходимо было бы включить такие редкие для области виды, как *Zannichelia palustris* L., *Lithospermum officinale* L., *Cicerbita alpina* (L.) Wallr., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl., *Veronica opaca* Fries, которые нуждаются в ботаническом надзоре, и, наоборот, виды рода *Puccinellia*, некоторые виды рода *Carex*, *Typha latifolia* L., а также древесные растения *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Acer platanoides* L., *Tilia cordata*, оба вида рода *Ulmus* исключить по разным причинам. Необходима подготовка и издание Красной книги Ненецкого автономного округа, являющегося субъектом Российской Федерации. Территория округа в этом отношении является белым пятном.

Однако перечисленные недостатки не умаляют достоинств рецензируемой книги. Ее выход следует признать отрадным явлением в ряду подобных работ. Издание книги является крайне необходимым и будет способствовать учету и сохранению биологического многообразия природы одного из интереснейших регионов севера Европейской России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 1. 392 с.

Мироненко О. Н. Включены в Красные книги // Социально-экологические проблемы Европейского Севера. Архангельск, 1991. С. 154—162.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974—1977. Т. 1—4.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шмидт В. М., Симачева Е. В. Материалы к охране флоры Архангельской области // Вестник ЛГУ. 1984. Сер. биол. № 9. С. 50—54.

УДК 543.061 : 578.08 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© П. П. Гамбарян

Числовая таксономия в диагностических ключах А. В. Свиридова. (А. В. Свиридов. Типы диагностических ключей и их применение. М., 1994; А. В. Свиридов. Ключи в биологической систематике. М., 1994)

P. P. GAMBARIAN. THE NUMERICAL TAXONOMY IN DIAGNOSTIC KEYS BY A. V. SVIRIDOV (A. V. SVIRIDOV. KEYS IN THE BIOLOGICAL SYSTEMATIC. M., 1994)

Институт ботаники АН Армении
375063 Армения, Ереван, Аван
Поступила 21.05.1998

А. В. Свиридов (1994а, б) издал 2 монографии, посвященные диагностике, в которых некоторые термины толкуются неоднозначно, а иногда и ошибочно, что побудило меня написать эту работу.

Диагностический ключ (определитель) — это совокупность описаний признаков, расположенных в таком порядке, чтобы читать меньше описаний, не относящихся к искомому объекту. Признак в ключе — это описание любого свойства, по которому объект (группа объектов) отличается от других объектов, не обладающих этим свойством. В ключах, как правило, используются легко доступные наблюдению признаки. Разные ключи отличаются способами отсылок и(или) способами кодирования. Так как методики изучения признаков у разных таксонов различны, будем считать, что наш образец — это описание его признаков.

Признаки сочетаются по-разному. Если они свойственны одним и тем же таксонам и не свойственны остальным, то такие признаки дублирующие и взаимозаменяемые. Есть группы взаимоисключающих признаков, когда у таксона может быть только 1 признак из группы. Такие группы (ряд, столбец, строка из m признаков) иногда называют политомическим признаком и считают за 1 признак, что приводит к путанице. Свиридов (1994а, б) в длиннейшем ключе начальные признаки считает отдельными, а в конце 2 признака считает за 1. Группа взаимоисключающих признаков бывает полной, когда любой таксон ключа обладает одним из признаков и неполной, частной, когда часть таксонов не обладает ни одним признаком из группы. В обычных ключах, как только выделены 2 таксона, все признаки превращаются в псевдочастные, так как неизвестно, свойственны ли они уже выделенным таксонам. Если взаимоисключающих признаков 2, то это альтернативные признаки, которые, как и дублирующие, взаимозаменяемы. Часто признаки неудачно называют монотомическими, дихотомическими и политомическими. На самом деле все признаки дихотомические и делят объекты на обладающие признаком и не обладающие им. Признаки отличаются частотой p, равной числу таксонов с данным признаком, деленному на общее число таксонов ключа n. В связи с частотой признаки отличаются информативностью. Среднее (полное) количество информации в битах $I = -(p \log_2 p + q \log_2 q)$, где $q = 1 - p$ (Вентцель, 1962). Разберем таблицу попарных сравнений таксонов по признаку $n \cdot n$. Частоты получим из бинома $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$, где p^2 — частота пар с признаком, q^2 — частота пар без признаков, а $2pq$ — частота несовпадений, $p - p^2 = q - q^2 = pq$, pq — дисперсия биномиального распределения, аналог среднего (полного) количества информации, которая максимальна при $p = q$. Свиридов (1994а, б) считает такой признак малоинформативным, хотя цитирует J. A. Maccacaro (1958), который справедливо считает высокоинформативным признак при $p = q$. Общая информация или дисперсия взаимоисключающих признаков равна сумме их информаций или дисперсий. Общая информация всех признаков ключа на n таксонов равна $\log_2 n$. Если сумма информаций признаков меньше, то часть таксонов неразличима, если больше, то признаки зависимы.

Важной характеристикой ключа является средний путь определения, равный среднему арифметическому из путей определения всех таксонов. Для облегчения

подсчета путей определения строят дендрограмму ключа. Признаки обозначим точкой (узлом), а стрелками (графами) отсылки — тезу и антитезу. Граф ведет или к другому признаку, или к названию (коду) таксона. Альтернативные признаки обозначим двумя узлами. Последний признак ветви без антитезы (Osborne, 1963). В построенной таким образом дендрограмме можно подсчитать путь определения по числу узлов до таксона. Свиридов (1994а, б) строит дендрограммы, на которых нельзя считать путь определения по узлам, но считает. Разберем простейший узел — 2 таксона на конце ветви. Если к предпоследнему таксону граф означает наличие признака, а к последнему отсутствие этого признака, тогда путь определения этих таксонов можно считать за один узел, как считает Свиридов. Но во всех примерах ключей, приводимых Свиридовым, последний таксон ветви характеризуется альтернативным предпоследнему признаком. Путь определения предпоследнего таксона ветви 1 признак, последнего — 2, средний путь — 1.5, как считает Свиридов в начале длиннейшего ключа. Автор изображает и больше двух стрелок из узла, все равно считая путь определения по узлам. Один «*n*-томический» узел для подсчета пути определения равен «*n*-монотомическим» узлам, иначе путь определения превращается в бессмыслицу.

Рассмотрим оптимизацию ключей на примере «Флоры СССР». Маленькие ключи оптимизировать малоэффективно. В 30-томной флоре описано около 25 000 таксонов. Идеальный (оптимальный) определитель такого числа таксонов был бы объемом больше указателя к флоре на несколько страниц описания 16 независимых признаков ($\log_2 32768 = 16$) с $p = q$ и путем определения каждого таксона в 15—16 признаков. Идеальный определитель невозможно составить, так как нет в природе таких 16 признаков. Однако сократить объем издания, не уменьшив количества информации (один том оставив для таблиц рисунков, а в другом поместить общий определитель), вполне возможно. П. Х. Кискин (1977) издал многотомную ампелографию СССР в виде небольшой книжки, не уменьшив количества информации, для чего применил кодирование. Признаки, относящиеся к одной системе органов, группируют в ряды взаимоисключающих признаков и нумеруют. Для удобства в одном ряду не должно быть больше 10 признаков. Перед названием таксона проставляют в соответствующем столбце номера его признаков в порядке возрастания. Исследователь просматривает признаки образца и ключ кодирования и выписывает номера признаков, затем сверяет их с номерами у названий таксонов, как № лотереи в тиражной таблице (Балковский, 1960). Одно кодирование существенно сокращает объем издания за счет замены повторных описаний признаков их кодом. Чтобы сократить средний путь определения, вычислим для рядов взаимоисключающих признаков $d = \Sigma\,(pq)_i : m$ и в первый ряд возьмем максимум d. Комбинацию признаков двух рядов будем считать за признак и вычислим d для комбинаций первого и других (с бо́льшим d) рядов. Во второй ряд возьмем тот, который в комбинации с первым даст максимум d. В третий ряд возьмем тот, который в комбинации с первыми двумя дает максимальное d и так далее. Чтобы сократить перебор рядов, уникальные признаки сразу выделим в последний ряд, даже если они относятся к разным системам органов. В первом ряду признаки ранжируем по p, начиная с большего. Небольшие по объему таксоны, например голосеменные, приводим сразу общим ключом определителя видов. Так можно сократить средний путь определения в несколько раз. Для печати не надо при каждом таксоне приводить все цифры кода, а первые ряды (столбцы) можно вывести в заголовок страницы или столбца. Кодирование делает излишним описание каждого таксона, так как код и есть описание.

Таким образом, в монографиях по ключам А. В. Свиридов (1994а, б) неправильно считает путь определения, неправильно считает информативность признаков, вносит путаницу в понятие признак.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балковский Б. Е. Цифровой политомический ключ для определения растений // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 1. С. 64—70.

Вентцель Е. С. Теория вероятностей. М., 1962. 461 с.

Кискин П. Х. Краткая цифровая ампелография. Кишинев, 1977.

Свиридов А. В. Ключи в биологической систематике. М., 1994а. 224 с.

Свиридов А. В. Типы биодиагностических ключей и их применение. М., 1994б. 110 с.

Maccacaro J. A. La misura della informazione contenuta nei criteriadi classificazione // Ann. di Microbiol. ed ensimol. Italia, 1958. Vol. 8. P. 231—239.

Osborne D. V. Some aspects of the theory of dichotomous keys // New Phytol. 1963. Vol. 62. N 2. P. 144—166.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© **Б. М. Миркин,[1] Л. Г. Наумова[2]**

Tree diversity and dynamics of western Pacific and eastern Asian forests / Ed. by T. Nakashizuka, T. Kohyama, T. C. Whitmore, P. S. Ashton Special feature. Journal of vegetation science. 1999. Vol. 10. N 6. P. 763—860.

(Разнообразие деревьев и динамика западных тихоокеанских и восточных азиатских лесов / Под ред. Т. Накашизуки, Т. Кохиямы, Т. К. Витмора, П. С. Эштона. Специальный выпуск)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (*A REVIEW*). TREE DIVERSITY AND DYNAMICS OF WESTERN PACIFIC AND EASTERN ASIAN FORESTS. JVS. (SPECIAL FEATURE). 1999

[1] Башкирский государственный университет
Уфа
[2] Башкирский государственный педагогический институт
Уфа

Поступила 24.02.2000

Специальный выпуск «Journal of vegetation science» («Журнал науки о растительности») включает в себя 10 статей, написанных на основе докладов, прочитанных на семинаре Международной рабочей группы «Биоразнообразие и динамика лесных экосистем западной Тихоокеании и Азии» (10—11 ноября 1997 г., Киото, Япония).

Первая работа («Видовое разнообразие, предрасположенность к нарушениям и динамика популяций деревьев тропического дождевого леса», D. F. R. P. Burslem, T. C. Whitmore, Великобритания) и последняя («Разнообразие в тропических лесах, изменение условий среды и добавление видов: после гипотезы умеренных нарушений», D. Sheil, Индонезия), носят общетеоретический характер. Остальные 8 содержат результаты конкретных исследований динамики лесов.

Все статьи выполнены с использованием результатов долговременных наблюдений на «постоянных квадратах». Теоретическим стержнем, объединяющим все работы «отдела», является идея зависимости разнообразия видов деревьев от режима нарушений. Поскольку деревья являются идеальным объектом популяционных исследований (по диаметру ствола нетрудно оценить возрастную структуру популяций), большинством авторов использован популяционный подход. При этом ими учитывался лишь средний и крупный подрост и взрослые деревья (диаметр ствола на высоте груди — более 4.5 см).

В качестве основного параметра оценки популяционного статуса используется «скорость оборота числа особей» (turnover), которая оценивается по ежегодному пополнению популяций новыми особями и по выбыванию вымирающих (в процентах к общей плотности стволов). Это соотношение может быть равновесным или

неравновесным в зависимости от сукцессионного статуса сообщества, в которое входит популяция.

В первой статье обсуждается возможность использования гипотезы J. H. Connell (1978)[1] о максимальном видовом разнообразии при среднем уровне нарушений (Intermediate disturbance hypothesis, далее IDH) для объяснения видового разнообразия тропических дождевых лесов с «несезонным» климатом при количестве осадков более 3 тыс. мм в год (о-в Коломбангара, Соломоновы о-ва). Эти леса испытывают периодическое влияние циклонов. Так, в период с ноября 1967 по апрель 1970 г. было 4 циклона, 2 из которых — очень сильные. Именно благодаря этим циклонам сформировалось высокое видовое богатство изученных лесов, основу которых составляют виды первых стадий сукцессии (характерны ускоренный оборот популяций, высокая приживаемость и смертность).

В статье D. Sheil ставится под сомнение универсальность гипотезы IDH для объяснения видового разнообразия тропических лесов. Более того результаты, которые были получены Connell в лесах Уганды, реинтерпретируются. В частности, оспаривается основной вывод Connell о климаксовом характере монодоминантных лесов с преобладанием *Cynometra alexandri* (*Caesalpinoidae*), которые, по мнению автора, являются серийными. Климаксовые леса этой территории полидоминантные.

Sheil считает, что в ходе сукцессии происходит повышение видового разнообразия вплоть до климаксового состояния. «Горбатая» кривая Connell — это всего лишь частный случай, а не общая закономерность. В качестве альтернативы он предлагает гипотезу добавления видов при изменении экологических условий (Species augmentation through environmental change, SATEC).

Sheil считает крайне неопределенным понятие «нарушение», которое использовано Connell и другими экологами, поскольку между внезапными изменениями в составе сообщества, которые вызываются внутренними (образование гэпов, влияние «своих» фитофагов) и внешними (пожар, циклон, наводнение) факторами, — большая разница. Авторы рецензии согласны в этом с Sheil: один и тот же фактор в разных сообществах может быть интерпретирован либо как нарушающий, либо как нормальный в жизни сообщества (Миркин, Наумова, 1998).

Феномен видового богатства Sheil рассматривает как итог влияния нелинейно взаимодействующих факторов и заканчивает статью цитатой из работы H. Gleason (1917): «Экологические данные, полученные путем наблюдений или экспериментов, могут оцениваться по-разному, на их основании могут быть сформулированы разные общие принципы с разными областями экстраполяции и даже разной интеллигибельностью».

Новая интерпретация ранее полученных данных по лесам Уганды — прекрасная иллюстрация предостережений классика науки о растительности и автора индивидуалистической гипотезы об опасности скоропалительных и однозначных выводов о природе тех или иных закономерностей растительности, которая, как известно, представляет собой сложнейший феномен.

Остальные статьи посвящены более частным вопросам. В статье «Динамика структуры естественных смешанных лиственных лесов в западном Таиланде» (D. Marod, Таиланд; U. Kutintara, Ch. Yarwudhi, H. Tanaka, T. Nakashisuka, Япония) показано влияние на популяции доминантов-деревьев (*Shorea siamensis*, *Dillenia parviflora*, *Xylia xylocarpa*, *Vitex peduncularis*, *Bombax anceps* и др.) подлеска, сформированного бамбуками (*Bambusa tulda*, *Cephalostachyum pergracile*, *Gigantochloa albociliata*, *G. hasskarliana*). Бамбуки являются главным фактором, определяющим возрастную структуру популяций деревьев. Вторым по значимости фактором являются пожары.

В статье «Структура и динамика в сухом вечнозеленом тропическом лесу в северо-западном Таиланде» (S. Bunyavejchewin, Тайланд) описаны различия динамики 2 типов леса с доминированием *Hopea ferrea* и *Shorea henryana*. Этот биом

[1] Цитированные авторами статьи в библиографию к рецензии не включены.

формируется при количестве осадков не свыше 1200 мм и продолжительности сухого периода 4—6 месяцев.

Значительный познавательный интерес для российских ботаников-педагогов представляет статья «Динамика лесов с *Araucariaceae* в западной Тихоокеании» (N. J. Enright, Австралия; J. Ogden, Новая Зеландия; L. S. Rigg, Австралия). Описана жизненная стратегия 3 видов араукариевых из 3 разных районов: *Araucaria hunsteinii* (Новая Гвинея), *A. laubenfelsii* (Новая Каледония), *Agathis australis* (Новая Зеландия). Эти виды внедряются в леса при крупных нарушениях ландшафтного уровня, в первую очередь — пожарами и сильными циклонами, и затем удерживаются в лесах, которые столетиями не испытывают нарушений, за счет более долгой, чем у цветковых, длительности жизни. При возникновении гэпов могут формироваться когорты более молодых араукариевых, но, как правило, растения в них ослаблены.

В статье «Изменение видового богатства деревьев и оборот (популяций) в лесах „вдоль" Новой Зеландии» (P. J. Bellingham, G. H. Stewart, R. B. Allen, Новая Зеландия) приведена характеристика изменения главных лесообразующих пород (*Nothofagus menziesii*, *N. solandri*, *Podocarpus hallii*, *Weinmannia racemosa*) в 14 локалитетах, равномерно расположенных по широтному градиенту. Средняя скорость оборота составляет 1.4 %, что характерно для тропических лесов. Однако с повышением географической широты время оборота снижается параллельно с убыванием видового богатства.

Целый цикл статей представляет результаты исследования лесов Японии. Во всех работах обсуждается влияние на популяции деревьев монокарпических карликовых бамбуков подлеска из родов *Sasa* и *Sasamorpha*. Эти бамбуки имеют высоту от 0.5 до 2.5 м, цветут и отмирают один раз в 100 лет, активно размножаются вегетативно и подавляют возобновление деревьев, которое дает мощный всплеск после очередной гибели бамбука.

В статье «Структура, динамика и режим нарушений широколиственных лесов умеренной полосы Японии» (T. Masaki, H. Tanaka, H. Tanouchi, T. Sakai, T. Nakashizuka) приведены данные о варьировании времени оборота «коллективной популяции» деревьев (от 0.5 до 4.6 %) в составе разных сообществ. Было изучено 6 сообществ, в составе которых доминировали *Distylium racemosum*, *Machilus thunbergii*, *Quercus acuta*, *Q. serrata*, *Q. crispula*, *Fagus crenata*, *F. japonica*, *Cercidiphyllum japonicum*, *Aesculus turbinata*, *Ulmus davidiana*. Кроме бамбуков, факторами, влияющими на динамику деревьев, являются климат, пожары, динамика численности оленей.

В статье «Многолетняя динамика роста естественных лесов на Хоккайдо, Северная Япония» (K. Umeki, K. Kikuzawa) охарактеризовано влияние бамбуков на динамику популяций *Abies sachalinensis*, *Picea glehnii*, *P. jezoensis*, *Acer mono*, *Quercus mongolica* и *Tilia japonica*.

В 2 работах приводятся результаты имитационного моделирования популяционных и фитоценотических процессов: «Динамика структурных размеров двух хвойных в связи с подлесочными кустарниковыми бамбуками: имитационное моделирование» (K. Takahashi, T. Kohyama), «Зависимость от плотности и сосуществование хвойных и широколиственных деревьев в североянонских смешанных лесах» (T. Hiura, K. Fujiwara). В работах показано, что взрослые деревья более активно подавляют возобновление своего вида или своей жизненной формы, что способствует сосуществованию видов в сообществе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 412 с.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Ботанический журнал» публикует результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной ботаники: теоретические и обзорные статьи, сообщения, систематические обзоры, описания новых таксонов и наиболее интересных флористических находок, новые методики, статьи, посвященные охране растительного мира. В журнале публикуются материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), информация о деятельности Русского ботанического общества (РБО), важнейших ботанических новостях, ботанических путешествиях, статьи по истории науки. При этом весьма желательно не ограничиваться простой констатацией событий, а давать их анализ и оценку. В разделе «Критика и библиография» обсуждаются отечественные и иностранные монографии и сборники, представляющие интерес для читателей журнала. Завершает журнал раздел «Письма в редакцию».

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. В «Ботаническом журнале» печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов.

2. К статье должно быть приложено письмо автора (авторов) с просьбой о публикации, в котором необходимо указать:

1) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов),
2) членство в РБО, ученую степень и звание (если они имеются),
3) почтовый адрес (служебный и домашний), телефон, факс, e-mail,
4) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

На отдельной странице следует привести на английском языке общепринятую версию названия учреждения, где выполнена работа, транслитерацию фамилий авторов, перевод ключевых терминов, обозначений, сокращений и единиц измерения, используемых в работе.

По желанию автора к статье могут быть приложены 2 открытки с маркой и указанием адреса, фамилии, имени, отчества автора, а также названия статьи. Редакция отправит их по указанному адресу для извещения автора: 1) о получении материалов (с указанием даты регистрации и регистрационного номера) и 2) о принятии статьи в печать (с указанием даты).

3. Оформление рукописи. 3.1. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статьям отечественных авторов, представленных на английском языке, должен прилагаться русский текст, соответствующий оригиналу. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами. При этом особое внимание следует обратить на ясность, точность и последовательность в изложении материала. Латинские описания новых таксонов должны быть краткими и ясными, весьма желательно предварительно проверить латынь у специалистов.

3.2. Статьи должны быть подписаны всеми авторами.

3.3. Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей — 30 стр., для оригинальных — 25 стр., для сообщений, систематических обзоров, описания новых таксонов, флористических находок, охране растительного мира — 15 стр., для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3.4. Рукописи присылаются в двух экземплярах, напечатанных на одной стороне листа формата А4 на компьютерном принтере через 1.5 интервала (12—14 пунктов шрифта типа Times New Roman) или через 2 интервала четким контрастным шрифтом на пишущей машинке. Размер полей — сверху, снизу, слева — 3 см, справа не менее 1 см. Страницы должны иметь сплошную нумерацию.

3.5. Общий порядок расположения частей статьи.

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.

8. Текст статьи. (Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы).

9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

3.6. Если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, то следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; звездочкой помечается фамилия автора, на чье имя следует направлять оттиски и другую корреспонденцию. После названия статьи и учреждения редакция указывает дату поступления статьи (дату получения окончательного варианта статьи).

Начало статьи оформляется по образцу:

УДК 581.8

© Д. Р. Баташев, Ю. В. Гамалей

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ ЛИСТА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE*

D. R. BATASHEV, Yu. V. GAMALEI. SPECIFICITY OF LEAF TERMINAL PHLOEM IN *GENTIANACEAE* SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, факс (812) 234-45-12, e-mail
Поступила в редакцию 26.01.2000 (дата ставится редакцией)
Аннотация (не более 15 строк)

Ключевые слова: терминальная флоэма, клетки-спутники, эволюционные ряды, *Gentianaceae*.

Заглавие статьи должно быть кратким (8—10 значащих слов), информативным, включать ключевые слова и точно отражать содержание статьи. Названия видов приводятся на латинском языке, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования. Аннотация должна содержать только главную информацию статьи, не превышая объемом 100—150 значащих слов, лишена вводных фраз. Отдельной строкой приводится перечень ключевых слов.

Материал и методы должны содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Для флористических находок необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале — точным указанием географических координат). При описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры. Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки и фотографии в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (табл. I, табл. II) (римские цифры). Обсуждение завершается формулировкой основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во введении.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, располо-

женном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов в столбцах ставить кавычки.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указывается фамилия авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации должны быть пригодны для непосредственного воспроизведения. Формат представляемых иллюстраций не должен превышать 28 × 38 см.

Рисунки должны быть понятными, надписи размечены в соответствии с текстом. Рисунки должны содержать минимум надписей. Имеющиеся на рисунках детали обозначаются арабскими цифрами или строчными буквами русского алфавита, которые расшифровываются в подрисуночной подписи. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте.

Фотографии должны быть напечатаны на белой глянцевой бумаге с накатом и иметь четкое изображение. Фотоснимки с коричневым тоном и зернистой поверхностью не принимаются. Первый экземпляр фотографий представляется без каких-либо пометок на лицевой стороне, на втором экземпляре, используемом в качестве макета, наносятся все обозначения тушью. Фотографии должны быть представлены нескрепленными в конверте. Если фотоснимков много, то желательно представить макет расположения фотографий на листе (в виде ксерокса на листе или дополнительно наклеенных на листе фотоснимков). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения не обязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменяются.

Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами. Содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку.

На графиках на осях следует указывать только измерявшиеся величины, а в подписи указать, что приведено на оси абсцисс и на оси ординат и размерности величин. Например: «По оси ординат — содержание каротиноидов, мкг/г сухой массы».

Все формулы и условные обозначения должны быть четко напечатаны на принтере или вписаны черными чернилами или тушью. Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях (слева) карандашом. В десятичных дробях после целых чисел ставить точки (а не запятые). Знак умножения ставить точкой на среднюю линию.

Обозначения сносок делать цифрами, ставить их после знаков препинания. Нумерация сносок в тексте — сквозная.

Следует делать ясными различия между буквами, сходными по написанию, например n и h, e и l; необходимо также различать буквы I и J, цифры 1 и I. Буквы C, K, O, З, P, S, U, V, W, X, Y, Z в сомнительных случаях должны быть выделены простым карандашом двумя горизонтальными линиями, прописные — снизу, строчные — сверху. Например, З — прописная буква, 3 — цифра три или O — прописная буква, o — строчная буква, 0 — нуль, не подчеркивать. Римские цифры I, II, III и другие для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш следует подчеркивать сверху и внизу одной линией.

Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на принтере (машинке). Авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи. Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам со ссылкой на них. Названия таксонов (кроме авторов) печатаются курсивом и подчеркиваются волнистой линией карандашом.

Сокращения. Разрешаются лишь общепринятые сокращения — названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

Ссылки на литературу в тексте приводятся так: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «как указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) в случае, когда фамилия автора не

дана в тексте: «как указывалось прежде (Комаров, 1909)»; 3) в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных авторов также: «как указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)». Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев). Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная..., 1999). При цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

Благодарности. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования статьи.

Список литературы должен быть оформлен на отдельном листе (листах). Список составляется только по работам, цитированным в тексте. Все работы, упомянутые в тексте, должны быть включены в список. Список литературы составляется в алфавитном порядке — сначала все русские и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский), затем все иностранные. Все ссылки даются на языке оригинала. Названия на японском, китайском и других языках, использующих не латинский шрифт, пишутся в русской транскрипции перед работами с латинским шрифтом. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ. Если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в Списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: 2000а, б, в — для отечественных работ, 2000a, b, c — для иностранных.

Следует строго соблюдать следующий порядок библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

Для сборников, тезисов:

Петрова Л. Р., Сафина Л. К. Сем. *Dioscoreaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 133—136.

Пылаев И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Для депонированных научных работ:

Ковтонюк Н. К., Иванов В. П. Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* (*Juncaceae*). М., 1986. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 18.12.86, № 786-В86.

Для диссертаций:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка *Campanulaneae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

За правильность и полноту представления библиографических данных редакция ответственности не несет.

4. Таксономические публикации. При описании таксонов и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Токийский кодекс)» (СПб., 1996) с учетом изменений и дополнений, содержащихся в «Сент-Луисском кодексе — 2000 г.» (см.: Егорова Т. В. О работе и решениях номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса (Сент-Луис, июль—август 1999 г.) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 138—147). Статьи с материалами о новых

таксонах должны иметь латинский и русский тексты описаний новых таксонов. Для палеоботанических работ диагноз может быть представлен на латинском или английском языках. При подготовке рукописей необходимо пользоваться рекомендованными в «Новостях систематики высших растений» (2000. Т. 32) справочными материалами: «Указателем международных сокращений названий главнейших гербариев мира» («Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the world. 8th ed. New York, 1990»), «Алфавитным указателем главнейших сокращений, принятых для русских и латинских текстов» (Черепанов, 1966 : 346—350), «Перечнем сокращенных названий главнейшей ботанической литературы. I. Периодика» (Заиконникова, 1968 : 254—282), «Русско-латинским указателем основных физико-географических названий СССР, 1, 2» (Забинкова, Кирпичников, 1991 : 166—181; 1993 : 142—153), «Русско-латинским указателем названий основных административно-территориальных единиц, прежде входивших в состав СССР» (Забинкова, Кирпичников, 1993 : 153—159) и др.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться присылкой типа или изотипа этих таксонов.

Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Гербарные образцы должны высылаться по адресу:

197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, дом 2, Ботанический институт, для «Ботанического журнала», Ю. Л. Меницкому.

Сразу после регистрации о получении, гербарный материал передается на рассмотрение специалистам и хранится затем в LE.

5. Электронная копия рукописи. К рукописи необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Электронная версия материалов позволяет улучшить качество подготовки материалов к публикации. Электронная копия должна быть оформлена в полном соответствии с требованиями, предъявляемыми к оформлению рукописи, и идентична машинописной версии.

6. Редакционная подготовка. 6.1. При получении редакцией рукописи она регистрируется и направляется на внешний отзыв рецензентам. При наличии замечаний она отсылается автору на доработку. Доработанный вариант статьи (в двух экземплярах) автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на замечания рецензента не позднее чем через 6 месяцев после получения рецензии. В случае невозвращения рукописи автором в редакцию по истечении этого срока или необходимости более двух доработок первоначальная дата ее регистрации аннулируется. Датой поступления считается день получения редакцией окончательного варианта статьи. Очередность публикации статей определяется регистрационной датой их поступления в редакцию. Рукописи, задержанные автором более года, снимаются с очереди и рассматриваются как вновь поступившие.

6.2. Работы, посвященные особо актуальным проблемам ботаники, а также содержащие принципиально новую информацию, по решению редколлегии могут быть опубликованы вне очереди.

6.3. Редакция «Ботанического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописи и возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

6.4. Редакция высылает автору для исправления опечаток корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена (желательно не позднее двух суток со дня ее получения).

Никакие изменения текста против оригинала не допускаются. Должны быть исправлены только опечатки.

6.5. После опубликования статьи авторам высылаются оттиски (5 экземпляров).

6.6. В случае отклонения статьи редакция высылает автору уведомление и возвращает один экземпляр рукописи.

6.7. Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet по адресу: www. botanyspb. newmail.ru, где имеются содержание вышедших и находящихся в печати номеров, правила для авторов, условия подписки и пр.

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. VOL. 86. N 8)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 8) Стр.